DIE NATURWISSENSCHAFTEN

Fünfzehnter Jahrgang | 9. September 1927 | Heft 36

Die experimentelle Erzeugung leistungsfähigerer Rassen unserer Kulturpflanzen[1].

Von Erwin Baur, Berlin.

(Aus dem Institut für Vererbungsforschung.)

Wenn wir heute einen Hektar besten Bodens mit einer der wilden Stammformen unseres Weizens besäen würden, dann würden wir davon bei der besten Pflege und Düngung höchstens 2 bis 3 Doppelzentner Körner ernten. Das ist $^1/_{25}$ von dem, was wir mit den heutigen Sorten auf derselben Fläche und bei dem gleichen Aufwand an Arbeit und Geld erreichen können. Soviel ist im Laufe der 8000jährigen Kultur der Weizen züchterisch verbessert worden.

Diese langsame Verbesserung unserer Kulturpflanzen ist sicher viele Jahrtausende lang durch eine Art natürlicher Zuchtwahl vor sich gegangen. Alle Organismen variieren dauernd, und wenn wir irgendwelche Pflanzen unter andere Existenzbedingungen bringen als unter die Urverhältnisse, dann findet eben die natürliche Zuchtwahl in *anderer* Richtung statt, dann bleiben Variationen übrig und vermehren sich, die an diese speziellen *anderen* Kulturbedingungen usw. angepaßt sind. Auf diese Weise, also durch eine Art „unnatürliche" natürliche Zuchtwahl ist ein großer Teil der Eigenschaften unserer Kulturpflanzen entstanden. Zum Teil hat auch eine halbbewußte Selektion durch die Menschen stattgefunden. Z. B. eine der wichtigsten Eigenschaften, die die Kulturgetreidearten von den wilden Arten unterscheiden, ist die, daß bei diesen die Ähre nicht in kleine Stückchen auseinanderfällt, wenn sie reift. Selbstverständlich sind Getreidepflanzen mit zerfallender Ähre außerordentlich schwer zu ernten, und so ist es fast ebenso selbstverständlich, daß eben die ersten Ackerbauer von denjenigen Pflanzen, die zähspindelig waren, mehr ernteten und deshalb auch mehr davon zur Aussaat benutzten. So hat auch sonst ganz unbewußt eine züchterische Tätigkeit stattgefunden.

Schon die alten Armenier vor 2—3000 Jahren, die besonders in der Obstzüchtung sehr viel leisteten, waren aber auch *bewußt* züchterisch tätig. Im wesentlichen setzt jedoch eine zielbewußte Züchtung erst ein mit Mitte des neunzehnten Jahrhunderts, und streng exaktes Arbeiten kennen wir auf diesem Gebiete überhaupt erst seit einer ganz kurzen Reihe von Jahren. Das rührt daher, daß in den letzten Jahrzehnten auf dem Gebiete der Vererbungswissenschaft außerordentlich große Fortschritte erzielt worden sind. Wir kennen heute die Gesetzmäßigkeiten, nach welchen die Vererbung vor sich geht, besonders die Gesetzmäßigkeiten, nach denen die einzelnen Rassenunterschiede vererbt werden, und wir sind imstande, genau so exakt, wie der Chemiker aus den chemischen Elementen bestimmte Stoffe herstellt und aufbaut, genau so willkürlich Kulturpflanzen mit ganz bestimmten Eigenschaften herzustellen, und es soll meine Aufgabe sein, ganz kurz zu zeigen, wie wir hierbei heute vorgehen, oder ich will lieber sagen, wie wir heute vorgehen müßten, denn es hinkt leider die züchterische Praxis den Fortschritten der Wissenschaft noch stark nach. Man *könnte* heute schon wesentlich weiter sein.

Die Grundlage für die Fortschritte auf dem Gebiete der Züchtung hat die Erkenntnis gegeben, daß die einzelnen Unterschiede, die zwischen den verschiedenen Rassen bestehen, *unabhängig* voneinander vererbt werden. Ich darf Ihnen da wohl ein ganz einfaches Beispiel vorführen, damit das Prinzip klar wird, und ich will, weil das immer etwas verständlicher ist, ein *zoologisches* Beispiel nehmen, obwohl ich ja eigentlich von Kultur*pflanzen* zu reden habe. Wenn wir ein schwarzes und ein weißes Kaninchen, die beide aus reiner Zucht entstammen, miteinander paaren, sind die Kinder aus dieser Paarung schwarz. Und wenn wir diese schwarzen Kinder untereinander sich paaren lassen, treten in der nächsten Generation, in der Enkelgeneration der ursprünglichen Kreuzung, weiße und schwarze Tiere auf. Die beiden Eigenschaften „schwarz" und „weiß" „mischen" sich also nicht. Das ist die eine wichtige Feststellung.

Die andere ist die: wenn wir zwei Rassen kreuzen, die sich in *zwei* Dingen unterscheiden, etwa ein schwarzes Stehohrkaninchen und ein weißes Hängeohrkaninchen, dann sind die Bastarde schwarz und haben Stehohren, und in der nächsten Generation kommt das, was die Grundlage gegeben hat für die ganze moderne Züchtung, zur Erscheinung, es vererben sich die beiden Eigenschaften *schwarz-weiß* und *Steh-* und *Hängeohr unabhängig* voneinander und verteilen sich in den überhaupt möglichen Kombinationen auf die nachfolgende Generation. Es treten dann die Kombinationen auf: schwarz mit Stehohren, schwarz mit Hängeohren, weiß mit Stehohren und weiß mit Hängeohren. Sie sehen, wir hatten *zwei Unterschiede, vier Kombinationsmöglichkeiten* und dementsprechend in der zweiten Bastardgeneration nun *vier Sorten von Tieren.*

Diese Gesetzmäßigkeit geht weiter. Wenn wir kreuzen ein schwarzgeschecktes stehohriges Kaninchen mit einem gelben nichtgescheckten Hängeohrkaninchen, dann haben wir schon drei Unterschiede, oder wir können noch dazu Unterschiede

[1] Vortrag, gehalten im Anschluß an die Hauptversammlung der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften am 26. Juni in Dresden.

in der Haarform nehmen, etwa kurzhaarige und langhaarige usw., und mit jedem derartigen Rassenunterschied, den wir dazunehmen, wird das Spiel der Kombinationen umfangreicher, und wenn wir etwa gar zwei Rassen miteinander kreuzen, die sich in *zehn* solchen Einzelheiten unterscheiden, bekommen wir in der zweiten Generation schon $2^{10} = 1024$ Kombinationsmöglichkeiten, also *aus zwei Rassen, die in zehn Dingen verschieden sind, können wir 1022 neue Rassen künstlich herstellen!*

Diese Gesetzmäßigkeit läßt sich in der Pflanzenzüchtung sowohl als auch in der Tierzüchtung sehr ausgiebig verwerten, denn wir finden ungemein häufig in einer Kulturpflanzenrasse Komplexe von *einigen guten* Eigenschaften, aber gewisse *andere* Eigenschaften sind schlecht. In einer *anderen* Rasse sind gerade Eigenschaften, die in der ersten Rasse gut sind, schlecht ausgebildet und die dort schlechten gut. Wir können also sagen, es wäre erwünscht, wenn wir Rassen machen könnten, die die Kombination von *nur den guten* Eigenschaften darstellen. Dazu haben wir nach dem eben Gehörten einen einfachen Weg: Wir kreuzen und können theoretisch ausrechnen: unter so und soviel Nachkommen muß die gewünschte Kombination mit nur den guten Eigenschaften in der und der Häufigkeit herauskommen. Das klingt zunächst sehr einfach und leicht, ist aber deshalb sehr schwer, weil eben meist eine sehr große Zahl von Unterschieden mitspielt und man mit außerordentlich großen Individuenzahlen arbeiten muß, um in der zweiten Generation den Typ, den man gerade haben will, auch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zu bekommen, und zwar in einer Form, in der diese Eigenschaften weiterhin *konstant* auf die Nachkommen vererbt werden. Also, es ist in der *Theorie* diese ganze Arbeit sehr einfach, in der Praxis haben wir aber mit sehr großen *Schwierigkeiten* zu kämpfen.

Man hat diese Vererbungsuntersuchungen auch noch weiter ausgedehnt, und da hat sich vor allen Dingen eine Beobachtung als praktisch außerordentlich wichtig erwiesen. Man konnte vielfach feststellen, daß eine uns als absolute *Einheit* imponierende Eigenschaft, z. B. Rostwiderstandsfähigkeit beim Weizen, bedingt wird durch eine ganze Reihe verschiedener vererbbarer *Grundeigenschaften*. Eine Pflanze kann rostfrei sein, weil sie eine gut entwickelte Cuticula hat, eine andere Pflanze kann rostfrei sein, weil sie einen gewissen Schutzstoff im Zellsaft hat und eine dritte, weil ihre Zellwände sehr rasch erhärten, so daß ihre Blätter viel kürzere Zeit der Infektion durch Rostpilze ausgesetzt sind. Nun ergibt die Überlegung, wenn wir eine Rasse machen können, die die *ganze Serie von Voraussetzungen der Rostfreiheit* erhält, müssen wir doch damit eine Rasse bekommen, die wesentlich rostfester ist als die, welche wir heute schon kennen. Man hat daraus die Konsequenzen gezogen und hat zwei Rassen, die beide wenig befriedigend rostfest waren, miteinander gekreuzt, und man hat aus derartigen Kreuzungen in der zweiten Generation Kombinationen bekommen, die eine wesentlich *höhere* Rostwiderstandsfähigkeit zeigen als die beiden Ausgangsrassen. Man bezeichnet diesen Modus der Züchtung als *Transgressions-Züchtung*, weil man hier zu Ergebnissen kommt, die weit über die Leistungsfähigkeit der ursprünglich benutzten Ausgangsrassen hinausgehen. Wir wissen heute, das nahezu alle praktisch wichtigen Eigenschaften z. B. hohe Ertragsfähigkeit, Winterfestigkeit, Rostwiderstandsfähigkeit, Dürrefestigkeit usw., jeweils durch eine ganze lange Serie von „Erbfaktoren" bedingt sind, und wir haben heute noch in keiner einzigen Rasse von Kulturpflanzen die ganze Serie schon geschlossen enthalten, die eben die ideale höchste Leistungsfähigkeit ergibt. Man kann heute oft theoretisch schon ganz genau voraussagen, welche Steigerungsfähigkeiten der Leistungen in einer bestimmten Richtung möglich sind, aber die Durchführung einer solchen Züchtung setzt eine außerordentlich große, intensive Arbeit voraus. Immerhin, Sie sehen, wir sind hier aus dem Zustande der ganz rohen Empirik, des reinen Herantastens, vollkommen heraus. Wir analysieren unsere Kulturpflanzen soweit als möglich mit ausgiebigen Vererbungsversuchen. Wir kennen ganz bestimmte Erbfaktoren, die den Leistungen zugrunde liegen, und es ist heute eigentlich die hauptsächlichste Züchtungsaufgabe, die jetzt schon erkennbare *beste Kombination* von Erbfaktoren herzustellen. Wir wissen, daß die Pflanzen, die einigermaßen diesem unbedingt erreichbaren Idealbilde nahekommen, die schon vorhandenen besten Typen von Kulturpflanzen ganz außerordentlich an Leistungen übertreffen müssen. Im Laufe der letzten Jahrzehnte ist schon eine große Anzahl derartiger Kombinationszüchtungen und Transgressionszüchtungen durchgeführt worden. Eine der schönsten und die erste, die in großem Maßstabe praktisch ausgenutzt worden ist, war die Vereinigung des hohen Ertrages, den der englische Squarehead-Weizen hat, mit der hohen Winterfestigkeit des schwedischen Landweizens. Es zeigte sich in Schweden, daß, wenn man dort englischen Squarehead-Weizen anbaut, er in Jahren mit mildem Winter einen sehr hohen Ertrag gibt, aber in anderen Jahren, wenn der Winter sehr streng war, einen sehr geringen Ertrag, oft völlige Mißernte. Setzt man den guten Ertrag mit 100, die Mißernte mit 0 an, so gibt das einen Durchschnittsertrag von 50. Die schwedischen Landweizen dagegen sind absolut winterfest und frieren nie aus, haben aber nur einen geringen Ertrag von 50 pro Jahr. Wenn ein Fall so liegt, kann man mit Sicherheit voraussagen, die Kombination der hohen Ertragsfaktoren der *einen* Zucht mit der hohen Winterfestigkeit der *anderen* Zucht muß eine Rasse geben, die eine *Verdoppelung des Ertrages der Sorten für das betreffende Anbaugebiet ergibt*. Diese theoretisch vor 20 Jahren schon klar erkennbare Aufgabe hat sich der schwedische Botaniker NILSSON-

EHLE gestellt, und er hat in zäher Arbeit diese Versuche durchgeführt. Tatsächlich hat Schweden jetzt aus diesen Kreuzungen die nahezu idealen Kombinationen bekommen, es ist der Ertrag der schwedischen Weizen gegenüber dem vor 20 Jahren durch die Arbeit dieses einen Mannes um etwa 48% gesteigert worden. Was eine derartige Steigerung der Ernte für ein Land bedeutet, brauche ich weiter gar nicht auszuführen. Wenn uns eine derartige Ertragssteigerung gelänge — sie ist nicht so leicht möglich wie in Schweden, wir müssen uns ein wesentlich bescheideneres Ziel stecken — aber wenn wir auch nur 10 oder 20% Produktionssteigerung bei Getreide erreichen könnten, wären wir nicht mehr Import-, sondern Exportland für Getreide und hätten eine sehr viel bessere Handelsbilanz. Es handelt sich bei diesen Arbeiten um Dinge, die volkswirtschaftlich von der größten Tragweite sind und die in ihrer ganzen Bedeutung heute noch leider nur von wenigen gewürdigt werden.

Also auf diesem Wege der Kombinations- und Transgressionszüchtung sind ganz sicher im Laufe der nächsten Jahrzehnte sehr beträchtliche Ertragssteigerungen bei unseren Kulturpflanzen möglich. Aber wir können heute schon eine ganze Reihe anderer Aufgaben als lösbar bezeichnen. Ich will nur einige Beispiele herausgreifen:

Sie wissen alle, daß wir in Deutschland unseren Weinbau eigentlich nur noch mühsam konkurrenzfähig halten können. Wir wenden ungeheure Summen auf für die Bekämpfung von Reblaus und pilzlichen aus Amerika eingeschleppten Schädlingen. Wir wissen aber heute ebenfalls schon, daß es in Nordamerika Rebenarten gibt — es sind nicht andere Rassen, sondern ganz andere *Arten* — die *immun* sind gegen Reblaus und gegen diese Pilze. Wir wissen ferner, daß es möglich ist, unsere europäischen Reben mit diesen amerikanischen Arten zu kreuzen. Und wir wissen ferner aus einer Reihe von Kreuzungsversuchen, die zum Teil schon vor 40 Jahren gemacht worden sind, daß auch diese Artbastarde im wesentlichen nach den vorhin besprochenen Gesetzmäßigkeiten die Unterschiede weiter vererben. Und daraus ergibt sich ohne weiteres, daß mit sehr großer Wahrscheinlichkeit zu erwarten ist, daß wir in der Nachzucht derartiger Bastarde zu Typen kommen müssen, die die Beerenqualitäten unserer Weine haben und gegen Reblaus und Meltau usw. immun sind. Das wird freilich sehr viel Arbeit kosten, denn es spielen hier wahrscheinlich sehr viele — 30—40 — Erbfaktoren mit, d. h. unter $(2^{40})^2$ Individuen der zweiten Bastardgeneration findet man *einmal* eines, das diese gesuchte Idealkombination darstellt. Man wird mit *Millionen* von Individuen arbeiten müssen, um dieses Ziel zu erreichen. Aber was erreicht wird, wenn wir diese immune Rebenart züchten, das ergibt eine einfache Rechnung. Wir brauchen über 80 Millionen Mark jährlich für die Bekämpfung der Rebenschädlinge. Wenn wir unsere immune Rebenart gefunden haben, dann fallen diese 80 Millionen für die Bekämpfung großenteils weg und können gespart werden. Die Züchtung einer solchen Sorte kann also gern viele Millionen Mark kosten, sie kommen in *einem* Jahr wieder durch diese Ersparnis herein. Es ist deshalb eine unbegreifliche Sparsamkeit gewesen, daß man nicht in allergrößtem Maßstabe gerade diese züchterischen Arbeiten vor 10 Jahren schon angefangen hat. Heute fängt man damit an, aber leider längst nicht in dem Umfange, der unbedingt notwendig wäre.

Es gibt noch eine Menge anderer solcher Arbeiten, die heute unbedingt in Angriff genommen werden müssen. Sie alle wissen, daß wir noch viel zu wenig eigenes Eiweiß von unseren Feldern herunterholen. Wir importieren immer noch Kraftfutter, Eiweißfutter aus dem Auslande. Wenn es uns gelingen würde, eine gelbe Lupine zu züchten, die nicht giftig ist und nicht bitter schmecken würde, wäre das ganze Problem mit einem Schlage gelöst, damit wäre auch wahrscheinlich die ganze wirtschaftliche Kalamität, mit der heute unser ganzer leichter Boden, unser ganzer Osten, zu kämpfen hat, zu einem guten Teil behoben. Also diese züchterische Arbeit ist ebenfalls wirtschaftlich außerordentlich wichtig, und nach allem, was wir heute wissen, ist sie wahrscheinlich auch lösbar, aber nur, wenn man in einem Umfange die Untersuchungen ansetzt, an den heute ein privater Zuchtbetrieb absolut nicht denken kann. Es müssen für derartige Untersuchungen *große* Mittel flüssig gemacht werden, dann geht es; sind die Mittel nicht da, hat die Arbeit gar keinen Zweck. Entweder man macht sie richtig oder gar nicht.

Weiterhin können wir aber auch allerhand anderen Problemen näher treten, an deren Lösung früher überhaupt nicht zu denken gewesen wäre. Sie wissen, wie häufig eine kleine Entdeckung wirtschaftlich und landwirtschaftlich ungeheure, ungeahnte Konsequenzen hat. Z. B. Durch die Entdeckung der Anilinfarben ist der ganze Anbau der *Farbenpflanzen* innerhalb weniger Jahre unrentabel geworden, und die Folge davon war, daß z. B. die Kanarischen Inseln durch die Vernichtung der Cochenille-Produktion eine der größten wirtschaftlichen Katastrophen durchmachten, die es je gegeben hat. Ähnliches kann sich auch weiterhin ereignen, und wir müssen deshalb züchterisch auf der Hut sein und dafür sorgen, daß wir in solchen Fällen mit Ersatzkulturpflanzen einspringen können. Worauf ich hinaus will, kann ich am besten wieder an einem Beispiel zeigen:

Wir müssen nachgerade mit der Möglichkeit rechnen, daß unter Umständen eines Tages die Zuckerrübenkultur nicht mehr die Konkurrenz mit dem Rohrzucker wird aushalten können. Es wird somit die Frage entstehen: was bauen wir dann an Stelle der Zuckerrüben? Oder wir müssen auch mit der Möglichkeit rechnen, daß die chemische Industrie eines Tages das Zuckerproblem anderweit

löst und wir den Zucker herstellen aus Cellulose oder auf irgendeinem anderen Wege. Wir müssen uns dann sofort fragen: was kommt nun an Stelle der Zuckerrüben? Wahrscheinlich wird die Ersatzpflanze für Zuckerrüben bei uns der Mais sein müssen. Da gibt nun die züchterische Arbeit, die in den Vereinigten Staaten im Laufe der letzten Jahre und Jahrzehnte gemacht worden ist, eine ganze Reihe von Fingerzeigen. Man hat in Nordamerika und Canada intensiv darauf hingezüchtet, die Sommerweizen immer frühreifer zu machen. Jeder Tag, den eine neue Weizenrasse früher reif ist, bedeutet eine Verschiebung des Weizenanbaues nach Norden um 10, 20, 30, 40 km und noch mehr, und es ist im Laufe der letzten Jahre gelungen, Sommerweizenrassen durch Züchtung herzustellen, die 10—12 Tage früher reif sind, als die bisher frühesten Sorten. Infolgedessen ist in Canada die Weizenzone ganz wesentlich nach dem Norden gerückt. Das Weizenareal hat sich stark vergrößert, und ganz entsprechend, wie sich der Weizen mehr nach Norden schiebt, schiebt sich im Süden das Maisbauareal nach dem Norden vor und rückt an die Stelle, die früher von Weizen besetzt war. In den letzten Jahrzehnten ist in Nordamerika auf frühere Reife und höheren Ertrag beim Mais so intensiv gezüchtet worden, daß wir heute klimatisch mit einem großen Teil von Norddeutschland schon in der Maiszone drin liegen. Wir können natürlich die Maisrassen, die die Amerikaner für sich gezüchtet haben, nicht ohne weiteres bei uns anbauen, aber wir haben ein Material, mit dem wir weiter arbeiten können, und wir müssen damit rechnen, daß bei uns der Maisbau eines Tages wichtiger werden wird, und da heißt es beizeiten Vorarbeit dafür zu schaffen.

Oder ein anderes Problem! Wir können wohl in absehbarer Zeit damit rechnen, daß so, wie allmählich die Naturseide durch die Kunstseide verdrängt wird, auch eines Tages die Baumwolle verdrängt wird durch künstliche Fasern. Dann wird für uns Züchter das Problem sein, wie schaffen wir Kulturpflanzen, die uns von der Flächeneinheit mit möglichst wenig Geldaufwand möglichst viel von dem Rohstoff schaffen, den die chemische Industrie für diesen Zweck braucht. Wir dürfen nicht im Zweifel sein, daß heute die Entwicklungen in einem ungeheuer *raschen* Tempo vor sich gehen, daß sich heute in Jahrzehnten abspielt, was früher Jahrhunderte gedauert hat. Ebenso wie die Hirse, die früher eine sehr verbreitete Kulturpflanze war, bei uns verdrängt worden ist durch die Kartoffel, ebenso können auch andere heute wichtige Kulturpflanzen verdrängt werden. Es ist deshalb aber von der größten Wichtigkeit, daß intensiv auf diesem Gebiete wissenschaftlich gearbeitet wird, und daß wir nicht eines Tages von derartigen Problemen überrumpelt werden und das Ausland uns gegenüber für eine Reihe von Jahren einen Vorsprung bekommt und uns rasch sehr schwer benachteiligt.

Soviel über den Ausbau und die Konsequenzen dieses einen kleinen Teilergebnisses der Vererbungswissenschaft, der Feststellung, daß kleine Rassenunterschiede unabhängig voneinander vererbt werden?

Aber auch viele andere wissenschaftliche Entdeckungen der letzten Jahre sind praktisch ausnutzbar. Man weiß heute, daß vielfach Riesenformen, Riesenrassen von Organismen dadurch zustande kommen, daß in ihren Zellkernen die doppelten Chromosomensätze enthalten sind, daß z. B. unsere großen Gartentulpen und Hyazinthen und Narzissen verdoppelte und mehrfache Chromosomensätze gegenüber den wilden Formen aufweisen, und man kennt heute schon Wege, derartige Chromosomenverdoppelungen künstlich experimentell herzustellen. Wie man das macht, kann ich bei der Kürze der Zeit nicht schildern, immerhin besteht die Möglichkeit, und gerade in den letzten Jahren hat man wiederum festgestellt, daß ein großer Teil unserer besten Apfel- und Birnensorten sich durch diese hohe Chromosomenzahl gegenüber den wilden Formen auszeichnen, und es ist nicht zweifelhaft, daß zwischen ihrer hohen Leistungsfähigkeit und der Chromosomenzahl direkte Beziehungen bestehen. Wir müssen also unter allen Umständen auch hier mit experimenteller Arbeit einsetzen.

Weiterhin haben wir in den letzten Jahren endlich langsam gelernt, auch die spontanen erblichen Variationen etwas zu beeinflussen. Wir wissen, daß wir zunächst einmal durch Radiumbestrahlung imstande sind, Individuen zu erzeugen die *neue* erbliche Eigenschaften haben. Die Typen, die wir bisher bekommen haben, sind praktisch noch nicht nutzbar und verwendbar. Aber es ist wenigstens die erste Bresche geschlagen. Die Versuche gehen weiter, und es ist wahrscheinlich nur eine Frage der Zeit, vielleicht weniger Jahre, daß wir auch da einhaken können und auch hier einen neuen Weg vor uns haben, auf dem wir uns neues Auslesematerial für die Zukunft schaffen können.

Doch ich will nicht zuviel auf derartige Einzelheiten eingehen. Die wenigen Beispiele, die ich geschildert habe, zeigen sofort den krassen Unterschied, der besteht zwischen der züchterischen Technik von heute und der züchterischen rein empirischen Technik von früher. *Heute bedeutet praktisch jeder Fortschritt der Vererbungswissenschaft eine gewisse Fortschrittsmöglichkeit für die Züchtung.* Aber da liegen nun die Dinge mit der Nutzbarmachung außerordentlich im argen. Wir experimentellen Vererbungsforscher arbeiten natürlich mit Versuchsobjekten, *die für uns bequem sind*, wir arbeiten nicht mit Rindern, denn das kostet ungeheuer viel Geld, die haben außerdem sehr wenig Nachkommen, sondern wir arbeiten mit ganz kleinen Objekten, etwa kleinen Fliegen, von denen man tausend in einer kleinen Flasche züchten kann. Wir arbeiten auch nicht mit Getreide oder Zuckerrüben, sondern wir holen die Objekte, wie sie uns passen und für die rein *theo-*

retische Fragestellung bequem sind. Wenn wir nun Ergebnisse haben bei diesen gebräuchlichen Versuchsobjekten, wie Heuschrecken, Käfern und Schmetterlingen, Löwenmäulchen, Begonien usw., und diese übertragen wollen auf die züchterische Praxis, dann ist immer Voraussetzung, daß wir erst noch weitere wissenschaftliche Versuche machen gerade mit diesen Kulturpflanzen. Dafür gibt es heute bei uns kaum irgendeine Möglichkeit. Zunächst ist die Vererbungswissenschaft eine außerordentlich große Disziplin selbst schon geworden. Es ist auch dem Vererbungsforscher, dem Spezialisten, nicht mehr annähernd möglich, die ganze Literatur zu verfolgen. Immerhin ist er imstande, zu sehen, was wichtig ist und was nicht, was eine praktische Bedeutung hat, was nicht. Aber dem praktischen Pflanzenzüchter ist es heute natürlich absolut unmöglich, diese ganze rein theoretische Wissenschaft zu verfolgen. *Er weiß gar nicht, was sich für Möglichkeiten bieten.* Daran liegt es, daß wir heute in der ganzen Entwicklung stagnieren und nicht recht vorwärts kommen. Wir müssen unter allen Umständen mehr Mittel für das Studium und die genetische Durcharbeitung unserer Kulturpflanzen aufwenden, und das gilt auch für die Tiere, für unsere Haustiere. Wenn wir das nicht tun, kommen wir auf diesem Gebiete dem Auslande gegenüber ganz hoffnungslos ins Hintertreffen. Allein schon auf dem Gebiete der rein theoretischen Vererbungswissenschaft sind wir in Deutschland rückständig. In Nordamerika gibt es heute schon über hundert Spezialinstitute für Vererbungswissenschaft. Jede Universität hat dort eines. In Deutschland haben wir nur zwei: das Correnssche Institut und mein Institut, und alle anderen, die bei uns auf dem Gebiete der Vererbungswissenschaft arbeiten, sind Professoren der Botanik und Zoologie, die immer noch nebenbei ihre ganze übrige Berufstätigkeit haben und vor allen Dingen nicht die Mittel haben, experimentell auf diesem Gebiete so zu arbeiten, wie sie es möchten. Besonders fehlen bei uns spezielle Institute für die Durcharbeitung von Kulturpflanzen und Haustieren vollkommen. Allein in Rußland wird für diese Zwecke mindestens zehnmal soviel aufgewendet als bei uns. Es ist für uns beschämend, aber es hat gar keinen Zweck, da Vogel-Strauß-Politik zu treiben. Es besteht z. B. in Rußland ein sehr großes Institut für züchterische und genetische Arbeiten mit Kulturpflanzen mit einem Jahresetat von 1,2 Millionen Goldrubeln. Das ist eine zehnfach größere Summe, als in Deutschland für die sämtlichen genetischen Arbeiten überhaupt aufgewendet wird! Ähnlich liegen die Dinge in anderen Ländern. Vor allem Nordamerika leistet, wie ich vorhin schon sagte, auf diesem Gebiete außerordentlich viel, und es ist für uns eine absolut notwendige Aufgabe, daß wir diese Scharte auswetzen und versuchen, wieder Anschluß an die große Wissenschaft draußen zu gewinnen, sonst kommt unter allen Umständen hinter dem *wissenschaftlichen* Nachhinken auch ein *wirtschaftliches* Nachhinken, und das ist das, was wir heute am allerwenigsten ertragen können.

Beiträge zur Kenntnis des Mechanismus der indirekten Kernteilung.

Von Karl Bělař, Berlin-Dahlem.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Abteilung Hartmann.)

Allen Vorstellungen, die man sich vom Mechanismus der Kernteilung gemacht hat, ist — so verschieden sie auch sind — das eine gemeinsam, daß sie (von einer Ausnahme[1] abgesehen) bis jetzt keiner experimentellen Prüfung zugänglich gewesen sind.

Diese Feststellung ist nicht als ein Werturteil anzusehen (mit Absicht habe ich die Worte „nicht *zugänglich*" gebraucht); ein solches Werturteil würde auch vielen dieser Hypothesen, speziell denen älteren Datums, die in der Hauptsache von Vertretern der Cytomorphologie oder von vorwiegend morphologisch orientierten Forschern aufgestellt worden sind, wenig gerecht werden. Denn es ist zu berücksichtigen, daß die Mehrzahl dieser älteren Hypothesen nicht nur auf einer ausgedehnten *vergleichenden* Betrachtung, sondern auch auf einer reichen Kasuistik (also auf der Analyse von — allerdings meist ziemlich undurchsichtigen — Naturexperimenten) fußt. Dies besonders zu betonen, erscheint deshalb angebracht, weil man heute in cytologischen Abhandlungen, speziell solchen, die (im Gegensatz zu den Arbeiten der „klassischen" Aera der Cytologie [1880—1910]) vorwiegend kolloidphysikalisch orientiert sind, ziemlich absprechende Urteile über diese älteren Hypothesen lesen kann; dabei kommen auch diese neueren Arbeiten über das Formulieren von Hypothesen und die Erörterung ihrer Wahrscheinlichkeit nicht hinaus.

Alles, was wir bis jetzt von der Physiologie der Karyokinese wissen[2], bezieht sich nicht auf ihren Mechanismus, sondern auf die gegenseitige Abhängigkeit der einzelnen Teilprozesse, in die man die Karyokinese schon rein phänomenologisch zerlegen kann. Aus Gründen, die alsbald einleuch-

[1] Siehe Seite 733 (Fußnote 1).

[2] Außerdem sind hier die Untersuchungen verschiedener Forscher, die mit Hilfe der Zentrifuge und des mikrurgischen Verfahrens die Konsistenz der verschiedenen Zellbestandteile und -bereiche während verschiedener Teilungsstadien zu ermitteln suchten, zu nennen; Untersuchungen, die zwar zu der Aufklärung des Mechanismus der Kernteilung nicht direkt beigetragen, sondern nur eine unbedingt nötige Vorarbeit geleistet haben.

Mehr nebenbei sei erwähnt, daß — im Gegensatz dazu — der Mechanismus der *Zell*teilung oder Plasmotomie (genauer gesagt, einer Modifikation derselben, nämlich der sogenannten Furchung) einer experimentellen Analyse bereits zugänglich gewesen ist; es wird von den Ergebnissen dieser Analyse weiter unten noch die Rede sein.

ten werden, ist es nötig, die wichtigsten dieser Tatsachen kurz zu erwähnen; es sind dies:

1. Die *wesentliche* Unabhängigkeit von Kern- und Zellteilung; das heißt: Kern- und Zellteilung sind nicht zwei Teilvorgänge ein- und desselben Gesamtvorganges, sondern zwei ihrem Wesen nach voneinander verschiedene Prozesse, die nur in sehr vielen Fällen eng miteinander verknüpft sind.

2. Ausbildung und Spaltung der Chromosomen, sowie die *anfängliche* Trennung ihrer Spalthälften sind insofern *autonome* Vorgänge, als sie ablaufen können, ohne daß der sog. achromatische Apparat (die Spindel) ausgebildet wird; allerdings scheint die geordnete *Verteilung* der Spalthälften auf zwei Kerne von der Ausbildung einer Spindel (und der äquatorialen Einordnung der Chromosomen in dieselbe) abzuhängen.

Aus dem Zuletztgesagten ergibt sich ohne weiteres, daß wir uns bei der Frage nach dem Mechanismus der Kernteilung *nicht nur methodisch, sondern auch sachlich* auf die *Bewegungsvorgänge*

Fig. 1. *Stenobothrus lineatus*. Übersicht über den Verlauf der beiden Reifungsteilungen. Nach Schnittpräparaten. Vergr. ca. 1300fach. *a*—*k* erste Reifungsteilung (*a* späte Prophase, *b*, *c* Übergang zur Metaphase, *d* Metaphase in Seitenansicht, *e* do. in Polansicht, *f* frühe, *g*, *h* mittlere, *i* späte Anaphase, *j*, *k* Telophase); *l*—*m* Interkinese (*l* Beginn, *m* Höhepunkt); *n*—*t* zweite Reifungsteilung (*n* Prophase, *o* Übergang zur Metaphase, *p* Metaphase in Seitenansicht, *q* do. in Polansicht, *r* Anaphase, *s* frühe, *t* späte Telophase). *X Chr.* = X Chromosom, *Hsp.* = Halbspindel, *Stk.* = Stemmkörper (Gesamtheit der Verbindungsfasern), *Mi.* = Mitochondrien.

der Chromosomen beschränken können, und zwar nur auf diejenigen, die (nach dem, was wir bis jetzt wissen) auf das Vorhandensein eines Spindelapparates angewiesen sind; also: ihre Bewegung in den Spindeläquator und die Anaphasebewegung.

In der Beantwortung dieser Frage sind wir heute nicht viel weiter als vor 50 Jahren.

Es sind zwar im Laufe der Jahre zahlreiche Hypothesen aufgestellt worden, deren wichtigste kurz referiert sein mögen. Es wären da zu nennen:

1. Die sogenannte Zugwirkungshypothese, welche annimmt, daß durch die Verkürzung der sog. Halbspindelfasern (Zugfasern) sowohl die Chromosomen in den Äquator gebracht, wie auch ihre Spalthälften auseinandergezogen werden.

2. Die sogenannte Stemmhypothese, welche genau das Gegenteil annimmt, nämlich: eine Druckwirkung der auswachsenden Halbspindeln, die die Chromosomen in den Spindeläquator treibt und später eine Druckwirkung der sog. Verbindungsfasern, welche die Tochterchromosomen auseinandertreibt.

3. Die verschiedenen Varianten der sogenannten elektrischen Hypothesen, welche eine der elektromagnetischen Anziehung und Abstoßung vergleichbare oder gar wesensgleiche Anziehung und Abstoßung der einzelnen Bestandteile der Kernteilungsfigur für die Bewegung der Chromosomen verantwortlich macht.

4. Schließlich Hypothesen, welche Diffusions- oder andere Strömungen als die wirksamen Kräfte ansehen.

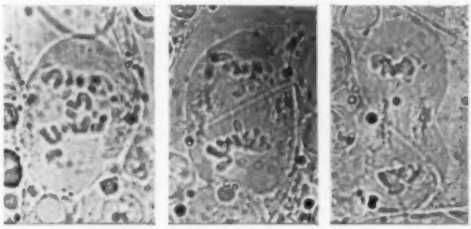
Allein die Tatsache, daß fast jede dieser Theorien eine Reihevon Anhängern hat und daß jede ausführliche Darstellung unserer cytologischen Kenntnisse die vorhin skizzierten vier Hauptgruppen von Hypothesen gleichmäßig referiert, zeigt, daß auch Naturexperimente und Kasuistik, die in so vielen Fällen da weiter helfen, wo man nicht experimentieren kann, keine Entscheidung gebracht haben. Es liegt das natürlich ausschließlich an der relativen Unzugänglichkeit des Objektes, also der sich teilenden Zelle. Mit Unzugänglichkeit ist folgendes gemeint: Es ist schon nicht leicht, Zellen zu finden, an denen man die Kernteilung im Leben verfolgen kann, und zwar so, daß man genügend viel Einzelheiten zu Gesicht bekommt. Es ist natürlich zweitens noch viel schwerer, unter diesen Objekten solche zu finden, die sich experimentelle Eingriffe gefallen lassen, die also auf solche Eingriffe nicht mit Sistierung der Teilung oder mit Absterben reagieren. Und schließlich möchte man sich natürlich unter den „erträglichen', Eingriffen solche heraussuchen, über deren Natur man wenigstens einigermaßen Bescheid weiß.

Ein glücklicher Zufall hat mir ein Objekt in die Hände gespielt, welches diesen Forderungen in hohem Maße entspricht. Es sind das die Spermatocyten einer in der Umgebung Berlins sehr häufigen Heuschrecke, *Stenobothrus* (*Chorthippus*) *lineatus*. Man kann sich beliebige Mengen von in Teilung befindlichen Zellen verschaffen, man kann die Kernteilung im Leben ziemlich genau verfolgen[1] (Fig. 2), und die Zellen vertragen ziemlich energische Eingriffe.

[1] Es haben sich bereits zwei amerikanische Cytologen, MARGARET R. LEWIS und W. R. B. ROBERTSON (Biol. bull. of the marine biol. laborat. **30**. 1916) mit der Lebensuntersuchung dieser Zellen befaßt, doch hat ihr Interesse hauptsächlich den Mitochondrien gegolten.

Die Kernteilungen, auf die sich meine Beobachtungen beziehen, sind die beiden Reifungsteilungen, über deren Verlauf die Fig. 1 orientiert. Die erste von ihnen ist eine ganz typische Kernteilung, die sich nur dadurch von einer gewöhnlichen (somatischen) Teilung unterscheidet, daß nicht einfach gespaltene Chromosomen verteilt werden, sondern gespaltene, aber vorher paarweise zu Tetraden vereinigte Ganzchromosomen, die sich aber im übrigen genau so benehmen, wie sonst die Spalthälften von Chromosomen. Die zweite Reifungsteilung (Fig. 1 *n* bis *t*) verläuft im wesentlichen ebenso; nur werden hier einfache Spalthälften von Chromosomen (die, im Gegensatz zu somatischen Mitosen, ziemlich weit auseinanderklaffen) auf die beiden Tochterkerne verteilt.

Meine Untersuchungen gelten in der Hauptsache nur der Anaphasebewegung, also dem Auseinanderweichen der Chromosomen.



a *b* *c*

Fig. 2. Drei aufeinanderfolgende Teilungsstadien ein und derselben Spermatocyte; im Leben photographiert. Vergr. ca. 680 fach. *a* frühe, *b* späte Anaphase (5 Minut. später aufgenommen als *a*), *c* frühe Telophase (15 Min. später aufgenommen als *a*).

Schon die bloße Beobachtung des Kernteilungsvorganges zeigt einiges, was für die Analyse seines Mechanismus von Belang ist, nämlich:

1. Sowohl die Halbspindeln, wie auch die Gesamtheit der Verbindungsfasern sind gegen das Cytoplasma gut abgegrenzt. Diese Feststellung wird dadurch ermöglicht, daß im Cytoplasma Mitochondrien (und auch Granula) liegen; man kann schon am lebenden Objekt ganz deutlich sehen, daß die Kernteilungsfigur stets frei von ihnen ist (vgl. Fig 1 *d*, *e*, *h*).

2. Als zweites kann man feststellen, daß nur diejenigen Teile der Chromosomen, die im Bereiche der Spindel liegen, festliegen[1], daß hingegen die

[1] Nur das X-Chromosom macht eine Ausnahme; es gerät in der Regel nicht ins Innere der Spindel, sondern bleibt an ihrer Peripherie, an der es — offenbar von den weiter unten erwähnten Strömungen getrieben — langsam herumgleitet. Gerät es jedoch ausnahmsweise (und zwar dadurch, daß es an einen Autosomengeminus

frei ins Cystoplasma hinausragenden Teile der Chromosomen (vgl. Fig. 1 *p, q*) während des Metaphasestadiums langsam hin- und herbewegt werden, offenbar durch die ungeordneten Strömungen, welche zu dieser Zeit im Cytoplasma nachweisbar sind.

3. Auf die in Anaphasebewegung befindlichen Chromosomen wird ein *Zug* ausgeübt. Wenn sich die auseinanderweichenden Chromosomen sofort an allen Stellen voneinander trennen, dann bleibt es bei der auf Fig. 1 *f, g* ersichtlichen Deformation. Sind aber ihre Enden (meist ist es nur ein Ende der Tetrade) miteinander verklebt, dann wird das zwischen Insertions- und Verklebungsstelle befindliche Stück des Chromosoms *gedehnt;* wenn sich die beiden Chromosomenenden dann endlich voneinander lösen, so ziehen sich die in die Länge gezerrten Teile wie zähe Flüssigkeitstropfen zusammen[1] (Fig. 3).

Frage kommen kann. Denn: die Verkürzung der Spindelpolteile ist — wie vorhin erwähnt wurde — viel geringer als die Verlängerung des Stemmkörpers, und eine Kontraktion von Polstrahlen, die an der Zellmembran fixiert sind, kann — abgesehen davon, daß sie auch aus anderen Gründen recht unwahrscheinlich ist — deshalb nicht in Betracht kommen, weil die Verlängerung des Stemmkörpers auch dann, wenn die Spindelpolteile fast völlig verschwunden sind, ihren Fortgang nimmt (Fig. 1 *j, k*). Vorausgreifend möchte ich schon jetzt hinzufügen, daß die Versuche, die ich später schildern werde, gezeigt haben, daß eine Verlängerung des Stemmkörpers auch dann stattfinden kann, wenn die Halbspindeln sich überhaupt nicht verkürzen.

Nun ist aber bei unserem Objekt das Auseinanderweichen der Chromosomen mit geordneten Strömungen des Cytoplasmas eng verknüpft. Als

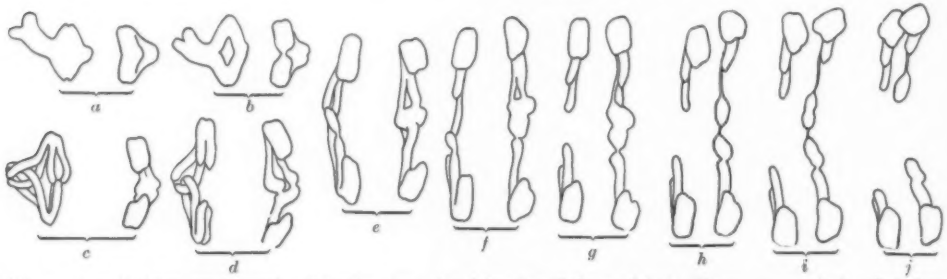


Fig. 3. Anaphasebewegung zweier Tetraden (an der lebenden Zelle verfolgt). Vergr. ca. 900fach. Zwischen dem Stadium der Figur *a* und dem der Fig. *j* sind 12 Minuten verstrichen.

4. Ferner kann man sehen, daß zwar der Verlängerung der Verbindungsfasern eine Verkürzung der Halbspindeln parallel geht, ihr aber nicht proportional ist; die Verbindungsfasern sind sehr bald viel länger als die beiden Halbspindeln des Metaphasestadiums (vgl. Fig. 1 *d* mit 1 *j*).

5. Schließlich kann man feststellen, daß die faserige Struktur der Halbspindeln um so undeutlicher wird, je weiter die Anaphasebewegung fortgeschritten ist (Fig. 1 *h, i*).

Im Leben erscheinen sowohl die Halbspindeln wie auch der Stemmkörper (= Gesamtheit der Verbindungsfasern) völlig homogen; von Fasern ist nichts zu sehen.

Die obenerwähnte Zugwirkung lenkt den Verdacht zunächst auf die Halbspindeln, scheint also für die Zughypothese zu sprechen. Es ist jedoch nicht schwer zu zeigen, daß eine Kontraktion der Spindelpolteile zumindest nicht ausschließlich in

Indikatoren dieser Strömungen dienen uns hier die Mitochondrien. Die Figuren 1 *d* bis *m* zeigen, daß sie zuerst in den Äquator der Zelle zusammengetrieben und dann der Spindeloberfläche entlang polwärts verschoben werden, bis sie schließlich als garbenähnlicher Mantel den Stemmkörper umgeben und mit ihm durchgeschnürt werden. Und da wir — dank den Versuchen von SPEK, MCCLENDON u. a. — wissen, daß diese „Fontänenströmungen" nicht nur zu dem Einschneiden der Teilungsfurche in ursächlicher Beziehung stehen, sondern daß dieselben Faktoren, welche sowohl Strömung wie auch Furchenbildung bewirken[1], eine Verlängerung der Zelle verursachen, so könnte man diese Strömungen für das Auseinanderweichen der Tochterchromosomen verantwortlich machen; und das umsomehr, als diese Strömungen dieselbe Richtung haben, wie die Bewegung der Chromosomen (Fig. 4 *a* bis *c*).

So plausibel diese Ansicht zunächst auch scheinen mag, so ist sie schon deshalb als unwahrscheinlich zu bezeichnen, weil wir eine Reihe von Fällen kennen, in denen die Zelleinschnürung erst lange

angeheftet ist; vgl. Fig. 1 *e*) ins Innere der Spindel, so liegt es ebenso fest wie die anderen Chromosomen.

[1] Gelegentlich konnte ich auch beobachten (und zwar an der lebenden Zelle!), daß dabei von einem Chromosom ein Stück abreißt und mit dem anderen Chromosom bis zum Ende der Kernteilung vereinigt bleibt.

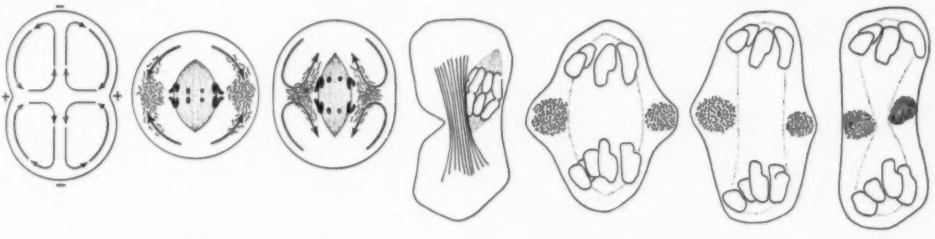
[1] Nämlich eine Erniedrigung der Oberflächenspannung an den beiden den Centrosomen benachbarten Polen der Zelle.

nach Ablauf der Anaphase einsetzt. Außerdem läßt sie sich auch für unser Objekt direkt widerlegen, und zwar durch die Analyse zweier nicht selten vorkommenden Abnormitäten. Die erste derselben besteht darin, daß die Strömungen auch dann weitergehen, wenn die Kernteilung auf irgendeinem Stadium sistiert worden ist. Es bildet sich also in diesem Falle die Mitochondriengarbe aus, obwohl die Chromosomen entweder gar nicht auseinandergewandert sind oder sich nur unvollständig voneinander getrennt haben. Und die Zelle streckt sich — wie zu erwarten — in die Länge und schnürt sich äquatorial ein (Fig. 4*d*). (Wenn die Anaphasebewegung der Chromosomen ganz unterblieben ist, so kommt auch die Furchung zum Stillstand, weil die Chromosomen dem weiteren Einschneiden der Furche offenbar ein mechanisches Hindernis entgegenstellen.)

normalerweise miteinander eng gekoppelt sind, daß aber *die Anaphasebewegung ein von der Zellteilung unabhängiger Vorgang ist*. Das Auseinanderweichen der Chromosomen muß also auf Bewegungsvorgängen *innerhalb der Kernteilungsfigur* beruhen.

Bevor ich in der Schilderung der weiteren Analyse fortfahre, möchte ich auf die Konsistenz der einzelnen Bestandteile der in Teilung befindlichen Zelle etwas eingehen. Das Cytoplasma ist relativ flüssig; man kann das aus dem Vorhandensein von *Strömungen*, aus der Neigung zur *Pseudopodien*bildung und daraus entnehmen, daß es bei Beschädigung der Zelle sofort zerfließt.

Die Halbspindeln und der Stemmkörper sind hingegen relativ fest, d. h. gallertig steif. Dies zeigt schon ihre Lage in Ausstrichpräparaten. Obwohl die ganze Zelle normalerweise im Stadium



a *b* *c* *d* *e* *f* *g*

Fig. 4. Beziehungen zwischen Plasmaströmungen, Zelldurchschnürung und Anaphasebewegung der Chromosomen. *a* Schema des Verlaufs der Fontänenströmung in einem Tropfen, dessen Oberflächenspannung an zwei Stellen (−) herabgesetzt ist (n. SPEK; etwas verändert). *b* und *c* Interpretation der Verlagerung der Mitochondrien als Folge der Fontänenströmung (die Spindel ist etwas zu klein gezeichnet). *d* Spermatocyte im Stadium der (gehemmten) Anaphase der zweiten Reifungsteilung; Verlagerung der Mitochondrien und Einschnürung des Cytoplasmas. Vergr. ca. 900fach. *e*, *f*, *g* Anaphase der ersten Reifungsteilung; im Leben verfolgt. Verlagerung der Mitochondrien gehemmt. Vergr. ca. 900fach. (Fig. *e* um 4 Uhr 32 Min., Fig. *g* um 4 Uhr 40 Min. gezeichnet).

Die zweite Anomalie ist wesentlich überzeugender: die Kernteilung läuft ungestört ab, trotzdem die „Fontänenströmung" sistiert ist; die Chromosomen gelangen schließlich fast an die Zellmembran (was normalerweise nie der Fall ist), und die Zelle wird gestreckt.

Da aber die Strömung sistiert ist, so bleiben die in den Äquator zusammengeschleppten Mitochondrien da liegen, wobei der Wulst, den sie bilden die Zelloberfläche zunächst etwas nach außen vorbeulen kann (Fig. 4*e* bis *g*). In manchen Fällen beruht diese Abnormität auf einer einfachen Verspätung der Fontänenströmung; die Verlagerung der Mitochondrien wird dann nachgeholt, und dann fließt auch das Cytoplasma über die Pole der Kernteilungsfigur hinaus. Wie wir später sehen werden, kann man auch durch Entquellung der ganzen Zelle die Strömung zum Stillstand bringen; auch dann geht die Anaphasebewegung der Chromosomen ruhig weiter, obwohl Fontänenströmung wie Zellteilung unterbleiben.

Wir kommen also zu dem Resultat, daß auch bei unserem Objekt Kern- und Zellteilung zwar

der Metaphase ganz kugelig ist, liegen in einem Präparat, wo die Zellen in einer Schicht etwas *abgeplattet* nebeneinander liegen, nahezu sämtliche Zellen, die sich im Metaphasestadium befinden, so, daß man die Spindeln von der Seite sieht.

Auch können die Kernteilungsfiguren durch Zerfließen des Cytoplasmas isoliert werden. Bei den Metaphasestadien sieht man dann, daß die Anordnung der Chromosomen ungestört geblieben ist. Daraus sieht man auch, daß die Spindel durch und durch fest ist. Bei den Anaphasestadien sieht man, daß die Tochterchromosomen am Stemmkörper festhaften. In den Telophasen jedoch, wo man an jeder intakten Zelle feststellen kann, daß sich die jungen Tochterkerne von dem Stemmkörper ablösen (vgl. Fig. 1*t*), wird bei Zerfließen der einen oder beider Tochterzellen der Stemmkörper vollkommen isoliert.

Dies sind nur neue Bestätigungen von Beobachtungen, die an anderen Objekten schon oft gemacht worden sind. Man kann die Festigkeit der beiden Spindelarten jedoch auch anders demonstrieren. Wenn man die in Teilung befindlichen Zellen in

ein hypertonisches Medium bringt, dann wird *zunächst nur dem Cytoplasma* Wasser entzogen[1], es schrumpft, und dann tritt die Gestalt der Spindel in derselben Weise hervor, wie bei einem mageren Pferd die Knochen sichtbar werden (Fig. 6). Dies kann so weit gehen, daß auch die außerhalb der Spindel gelegenen Chromosomenteile die Zelloberfläche vorbeulen (Fig. 5*b* und 6*c*). Und selbst wenn die Entziehung des Quellungswassers so weit getrieben wird, daß die ganze Zelle stark

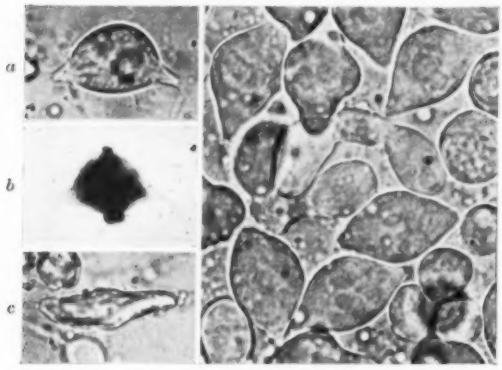


Fig. 5. Entquollene Metaphasestadien der ersten Reifungsteilung; *a*, *c*, *d* nach dem Leben, *b* nach fixiertem Präparat photographiert. Vergr. ca. 680fach. *a* frühe Metaphase, in der linken Halbspindel sind die Spindellamellen sichtbar; *b* Metaphase mit herausragenden Chromosomen (vgl. Fig. 6*c*); *c* sehr stark entquollene, parallel zur Spindelachse zusammengepreßte Metaphase; *d* mäßig entquollene Zellen.

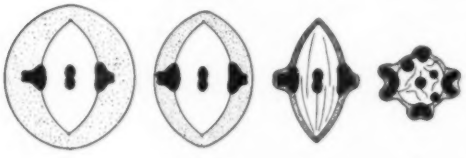


Fig. 6. Schema der Wirkung der Entquellung (Cytoplasma punktiert). *a* Spermatocyte in isotonischem Medium; *b* leicht entquollene Spermatocyte; *c* stark entquollene Spermatocyte (Verlauf der Spindellamellen durch Striche angedeutet); *d* Polansicht von *c*.

schrumpft, selbst dann wird die Spindelgestalt nicht aufgegeben (Fig. 5*c*).

Diese Versuche zeigen ganz eindeutig, daß die Spindel ein *druckfester* Körper ist, und daß ihre Druckfestigkeit in der Richtung der Spindelachse am größten ist.

Es wird aber noch mehr sichtbar, nämlich eine eigenartige Struktur in den Halbspindeln. Es ziehen Lamellen, am ehesten Sprüngen im Glas vergleichbar, durch die Spindel; parallel zur Spindelachse (Fig. 5*a*). Durch Auf- und Abbewegen der Mikrometerschraube läßt sich feststellen, daß sie in einer Richtung gewellt oder verbogen verlaufen, also in Polansicht so aussehen dürften, wie es die Fig. 6*d* zeigt. Man kann weiterhin feststellen, daß diese Lamellen mit den Chromosomen in Beziehung stehen u. zw. derart, daß manche von ihnen da endigen, wo der in der Spindel steckende Teil jedes Chromosoms dem Spindelpol am meisten genähert ist. Andere dieser Lamellen verlaufen jedoch auch zwischen den Chromosomen (Fig. 6*c*).

Daß wir in dieser Erscheinung ein Sichtbarwerden einer normalen Struktur der Spindel zu erblicken haben, geht daraus hervor, daß unter Umständen die Kernteilung ungestört weiter geht, obwohl die Lamellen aufgetreten sind. Was diese Lamellen eigentlich sind, und auf welche Weise sie entstehen, darüber kann ich nichts sagen. Der Umstand, daß sie nur dann auftreten, wenn der Spindel Quellungswasser entzogen wird, legt — im Verein mit der axialen Druckfestigkeit der Spindel — den Vergleich mit einem austrocknenden Stück Holz nahe, welches — auf Grund seiner faserigen Struktur — bei Entzug von Quellungswasser Sprünge bekommt, die mit seiner Faserung parallel verlaufen. Über diese bloße Vermutung kann ich vorläufig nicht hinausgehen. Auf den Nachweis dieser orientierten Struktur der Spindel möchte ich deshalb Gewicht legen, weil in neuerer Zeit die im fixierten Präparat sichtbaren Spindelfasern oft als reine Artefakte, bestenfalls aber als Spuren von Diffusionsströmungen angesehen werden.

CHAMBERS[1] hat zwar gerade an Reifungsteilungen von Heuschrecken nachzuweisen versucht, daß keinerlei Strukturen innerhalb der Spindelpolteile vorhanden sein können; er hat eine Nadel innerhalb der Spindel hin und her bewegt, ohne die Chromosomen zu verlagern. Erstens wäre dieser Versuch nur dann beweisend, wenn die Alternative lauten würde: entweder homogen oder Fibrillen von der Festigkeit einer Bindegewebs- oder Stützfibrille.

Zweitens glaube ich guten Grund zur Annahme zu haben, daß CHAMBERS gequollene Zellen untersucht hat[2].

Ganz kurz sei noch erwähnt, daß die Chromosomen der Meta- und Anaphasestadien die festesten und auch sonst resistentesten Gebilde in der Zelle sind. Sie behalten auch nach völliger Isolierung ihre Gestalt bei und werden auch bei intensiver Entquellung der Zelle nicht leicht deformiert. Auch das ist schon bekannt.

[1] Diese Entquellung ist reversibel.

[1] La Cellule 35, 107—124. 1925; cf. auch „General Cytology" (herausgeg. von E. COWDRY) S. 272. 1924.

[2] CHAMBERS gibt nämlich an, daß der (im Pachytän- oder Strepsitänstadium befindliche) Kern der Spermatocyten vollkommen homogen ist. Dies ist nach meinen Erfahrungen nur dann der Fall, wenn die Zellen in einem leicht hypotonischen Medium liegen und gequollen sind; in normalen Zellen sind die Chromosomen in allen Stadien deutlich sichtbar.

Die verschiedene Festigkeit der einzelnen Bestandteile der in Teilung befindlichen Zelle geht fast vollkommen parallel mit ihrer Resistenz gegen *Entquellung und Quellung*. In hypertonischen Medien wird am leichtesten das Cytoplasma entquollen, Stemmkörper und Halbspindeln viel schwerer und am schwersten die Chromosomen. Letzteres kann man daran erkennen, daß die Lichtbrechungsverhältnisse von Chromosomen und Spindeln in stark hypertonischen Medien völlig invertiert sind. In Zellen, die in isotonischen Medien liegen, sind die Chromosomen stärker lichtbrechend als die Spindel. In stark entquollenen Zellen sind sie weniger stark lichtbrechend und haben daher dünne Haut reduziert ist. Noch mehr: der Stemmkörper wird dabei sogar viel länger, als bei der normalen Teilung. Die Halbspindeln behalten aber die Gestalt bei, die sie zu Beginn des Eingriffes gehabt haben. Wird die Zelle in einem relativ frühen Stadium der Teilung entquollen, so erhält sich die Kegelform der Halbspindeln auch dann, wenn der Stemmkörper schon sehr lang geworden ist (Fig. 8 a). Auf späteren Stadien (wo sie im Präparat stumpf kegelförmig erscheinen und die Teilung der Centrosomen bereits begonnen hat), werden die Halbspindeln fast ebenso stark entquollen wie das Cytoplasma (Fig. 9). (NB! Das sind aber die Stadien, in denen

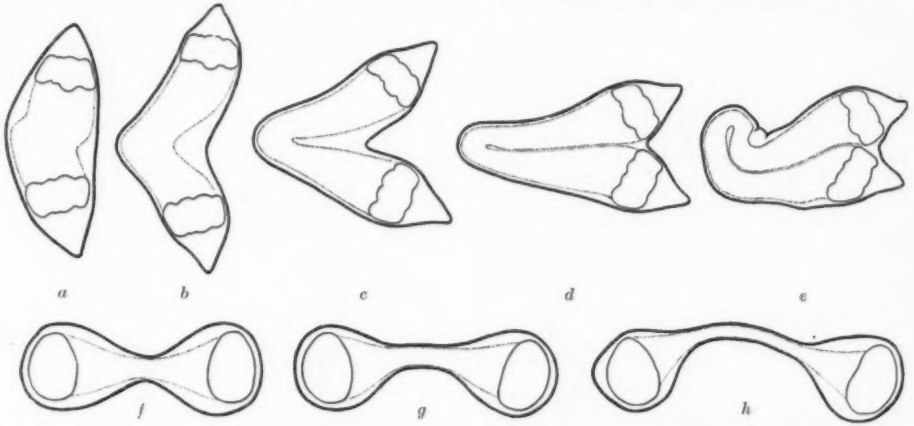


Fig. 7. Verlauf der Anaphasebewegung bei starker Entquellung der Zelle (im Leben verfolgt). Vergr. ca. 900fach. *a*—*e*: Spermatocyte, die im Stadium der Fig. 1 *h* in hypertonisches Medium übertragen wurde; *f*—*h*: Spermatocyte, die in einem Stadium, das etwas älter ist als das auf Fig. 1 *k* dargestellte, entquollen wurde. (NB. Beide Zellen lagen dicht nebeneinander im Präparat, standen also unter identischen Außenbedingungen.)

sozusagen Vakuolenhabitus. Umgekehrt quillt in hypotonischem Medium am leichtesten das Cytoplasma, während zwischen der Quellungsfähigkeit der Spindel und der Chromosomen so gut wie kein Unterschied festgestellt werden kann.

Bis jetzt ist nur von den einzelnen Stadien des Kernteilungsvorganges die Rede gewesen. Die Entquellung[1] gestattet aber auch eine Analyse der Bewegungsvorgänge der karyokinetischen Figur. Die Entquellung bringt, wenn sie weit genug getrieben wird, die Protoplasmaströmung zum Stillstand: man sieht dies daran, daß die Verlagerung der Mitochondrien sistiert wird. Die Anaphasebewegung der Chromosomen geht aber ruhig weiter, selbst wenn das Cytoplasma auf eine man im fixierten Präparat keine deutlichen Spindelfasern in den Halbspindeln mehr nachweisen kann.) Man sieht daraus, daß die Halbspindeln bei der Anaphasebewegung keine Rolle spielen.

Nur bei gelinder Entquellung bleibt der sich verlängernde Stemmkörper gerade. Ist die Konzentration des Mediums höher, dann verlängert er sich zwar auch, aber er *verbiegt* sich dabei, und zwar um so stärker, je höher die Konzentration des Mediums ist (Fig. 7 *a* bis *e*, 8 und 9).

An fixierten Präparaten sieht man außerdem (aber nur gelegentlich), daß nicht immer alle Fasern des Stemmkörpers gleich lang sind, sondern daß eine Spaltung des Stemmkörpers in mehrere ungleich lange und verschieden stark gebogene Bündel eintreten kann (Fig. 8 *b*).

Die naheliegendste Erklärung dieser Verbiegung ist offenbar die: der Stemmkörper dehnt sich aus und wird durch das entquollene Cytoplasma, welches wie eine Gummihaut die Spindel umgibt,

[1] Es ist dabei ganz gleichgültig, womit man die Entquellung herbeiführt; ich habe benutzt: Ringerlösung von doppelter bis fünffacher Normalkonzentration; ferner Lösungen von Rohrzucker, Kaliumnitrat, Calciumnitrat, Lithiumnitrat und Lithiumchlorid. Als hypotonisches Medium verwendete ich nur verdünnte Ringerlösung.

[1] Die Mitochondrien verklumpen bei Entquellung der Zelle zu größeren Aggregaten.

an einer Geradestreckung gehindert. Denn: je „jünger" das Stadium ist (d. h. je weniger weit es von der Metaphase entfernt ist), auf das man das entquellende Agens einwirken läßt, desto stärker ist die Verbiegung: frühe Anaphasen weisen stets tordierte Stemmkörper auf (vgl. Fig. 7 *a* bis *e* und *f* bis *h*).

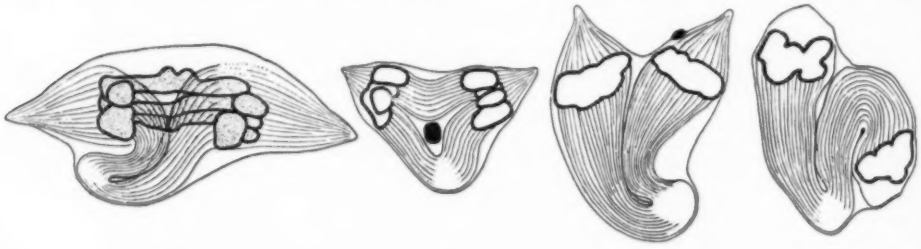
Das ist verständlich, denn die elastische Cytoplasmahaut ist um so dicker und daher dehnungsfester, je weniger die Gestalt der Zelle von der Kugelform abweicht, d. h. also, je jünger das Teilungsstadium ist.

Man wird vielleicht gegen diese ganze Argumentation einwenden, daß ja — wenn meine Erklärung richtig wäre — die Gestalt der Zelle stets kugelförmig bleiben müßte; gleichwie auch die Schale eines Nematodeneies, innerhalb deren sich der junge Wurm in die Länge streckt (und infolgedessen sich krümmen muß) dabei nicht deformiert wird. Dieser Einwand berücksichtigt aber nicht den Umstand, daß die entquollene elastische Plasmahaut an der Spindel festhaftet, daß also in unserem Falle zwischen dem sich ausdehnenden Körper und der Membran, die ihn am Geradestrecken verhindert, sich kein relativ dünnflüssiges Medium befindet.

Man könnte nun erwarten, daß sich eine solche verbogene Spindel streckt, wenn man den verbiegenden Faktor, die Plasmahaut, dehnbar macht, wenn man also den osmotischen Druck des Mediums herabsetzt. Das ist aber niemals der Fall. Im Gegenteil, die Verbiegung wird meist noch stärker, die Zelle rundet sich meist vollkommen ab. Ist damit die oben gegebene Erklärung der Verbiegung des Stemmkörpers widerlegt? Nein!

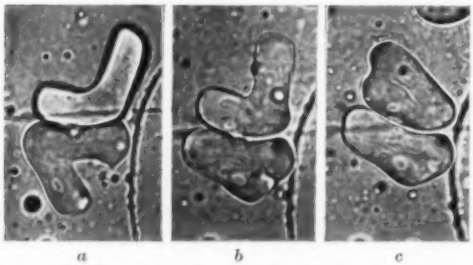
Denn erstens kann man eine Streckung des bereits verbogenen Stemmkörpers nach Quellung der Plasmahaut nur dann erwarten, wenn man dem Stemmkörper Biegungselastizität zuschreiben müßte. Das muß man aber nicht!

Zweitens macht sich eine Quellung der Plasmahaut (wenn sie nicht übertrieben wird!) sehr wohl in erwartungsgemäßer Weise geltend, aber nur dann, wenn



a *b* *c* *d*

Fig. 8. Entquollene Spermatocyten in verschiedenen Stadien der Anaphase (*a*, *c*, *d* erste, *b* zweite Reifungsteilung). Nach fixierten ungefärbten Präparaten. Die Zellen wurden zuerst eine Weile im Leben beobachtet und dann fixiert. Chromosomen bei *a* punktiert, bei *b*—*d* hell mit starker Kontur. In *b* ist der Stemmkörper durch ein hineingepreßtes Mitochondrienkonglomerat[1]) gespalten.



a *b* *c*

Fig. 9. Drei aufeinanderfolgende Stadien des Zusammenklappens des Stemmkörpers bei starker Entquellung. (Die Spermatocyten waren bei Beginn der Entquellung im Stadium der Fig. 1 *j*.) Vergr. ca. 680 fach. Photographie *c* wurde ca. 20 Minuten später aufgenommen als *a*.

der verbogene Stemmkörper in dem Moment, wo man den osmotischen Druck des Mediums herabsetzt, noch ausdehnungsfähig ist[1]. Ist dies der Fall, so wächst der Stemmkörper auch nach erfolgter (gelinder) Quellung der Plasmahaut weiter in die Länge, aber — wie zu erwarten — ohne sich dabei zu verbiegen.

Außerdem ist es sehr schwer, den richtigen Konzentrationsgrad des Mediums zu treffen; verdünnt man das Medium zu sehr, so quillt das Cytoplasma so stark, daß es relativ dünnflüssig wird. Und dann verhindert wieder die Oberflächenspannung des Cytoplasmas ein Sichgeradestrecken des Stemmkörpers. Zu all dem kommt noch, daß das Cytoplasma vorher entquollener Zellen bei Herabsetzung der Konzentration des Mediums weniger leicht zu quellen scheint als der Stemmkörper. Die Quellung des Stemmkörpers beeinträchtigt aber (wenn sie relativ schwach ist) sein Ausdehnungsvermögen; stärkere Quellung hebt es auf.

Trotzdem diese zuletzt skizzierten Verhältnisse noch weiterer Aufklärung bedürfen, so ist es doch schon jetzt einigermaßen verständlich, weshalb der oben geschilderte Gegenversuch (Quellung einer entquollenen Zelle, deren Stemmkörper verbogen war) negativ ausfällt.

Die *aktive Verlängerung des Stemmkörpers* ist also als erwiesen anzusehen. Es spricht auch

[1] Er dehnt sich ja in der entquollenen Zelle (wie auch normalerweise) nicht ad infinitum aus; vielmehr kommt sein Längenwachstum, welches anfangs sehr schnell vor sich geht und später immer langsamer wird, schließlich zum Stillstand.

alles dafür, daß diese Verlängerung mechanische Arbeit zu leisten imstande ist, also normalerweise eine disjunktive Verlagerung der Chromosomen bewirken kann. Man muß aber fragen, ob die bei Entquellung der Zelle eintretende *excessive* Verlängerung des Stemmkörpers mit der normalerweise stattfindenden Verlängerung gleichzusetzen ist, ob also sein übermäßiges Längenwachstum nur darauf zurückzuführen ist, daß durch die Entquellung ein Faktor, der bei der normalen Teilung der Verlängerung ein Ende setzt, in Wegfall gekommen ist, oder ob die Entquellung den Stemmkörper zur Verlängerung gleichsam reizt. Diese Frage erscheint deshalb berechtigt, weil bei Entquellung nicht nur der Stemmkörper, sondern auch die Halbspindeln sich verlängern, und zwar am intensivsten im Metaphasestadium; in den Anaphasestadien ist die Verlängerung um so geringer, je weiter die Kernteilung in der entquollenen Zelle vorgeschritten ist. Auch hier ist der Effekt dieser Verlängerung eine Verbiegung. Wir können aber bei der normaler Kernteilung keine solche Verlängerung der Spindel feststellen.

Es läßt sich jedoch zeigen, daß auch diese Verlängerung der Spindelpolteile auf das Freiwerden von Kräften, die bei der normalen Teilung gehemmt werden, zurückzuführen ist. Erstens kann man bei genauer Verfolgung der normalen Teilung feststellen, daß sich die Halbspindeln auch hier verlängern, wenn auch nur in sehr geringem Maße. Diese Verlängerung kommt im Metaphasestadium zum Stillstand; sie wird wahrscheinlich durch die Oberflächenspannung des Cytoplasmas gehemmt; denn das Plasma der sich teilenden Zelle verflüssigt sich (nachweislich!), während des Übergangs von der Pro- zur Metaphase. Zweitens: Wenn man Teilungsstadien längere Zeit bei *gelinder* Entquellung beobachtet, dann sieht man, daß die Spindeln, die sich in diesem hypertonischen Medium *gebildet* haben, viel länger sind als normale, und zwar gilt das sowohl für die Meta-, wie auch die Anaphasen.

Der vermutete Hemmungsfaktor ist aber laut Annahme bei gelinder Entquellung nur partiell aufgehoben.

Gerade die zuletzt erwähnten Übergangsformen zwischen normalen und entquollenen Anaphasestadien sprechen dafür, daß die bei Entquellung erfolgende Verlängerung des Stemmkörpers, wie auch der Halbspindeln normal ist.

Und schließlich hat KÜHN durch Beobachtung der unbeeinflußten (wenn auch abnormen) Kernteilungen von Amoeben den Nachweis erbracht, daß der Stemmkörper nicht in die Länge gezogen wird, sondern sich in die Länge streckt[1].

Man hat ja auch aus der in fixierten Präparaten gelegentlich beobachteten Verbiegung[2] des Stemmkörpers ähnliche Schlüsse gezogen, die aber nicht stichhaltig sind. Wenn man annimmt, daß die Fixierung den Stemmkörper in ein biegungsfestes Koagulat verwandelt, dann läßt sich die beobachtete Verbiegung ebensogut auf die mit der Nachbehandlung (Entwässerung, Paraffineinbettung) der Präparate verknüpfte Schrumpfung der Zelle zurückführen. Ich will damit nicht sagen, daß diese in fixierten Präparaten beobachtete Verbiegung des Stemmkörpers so zu erklären ist, sondern nur, daß sie seine aktive Verlängerung nicht strikte beweist.

Nach allem könnte man sich also von dem Verlauf der Anaphase ungefähr folgende Vorstellung machen:

1. Zwischen den Tochterchromosomen bildet sich eine ausdehnungsfähige Protoplasmazone, der Stemmkörper, aus, sei es de novo oder dadurch, daß das anfängliche Auseinanderweichen der Tochterchromosomen (welches, wie wir wissen, ein autonomer, d. h. von der Spindel unabhängiger Vorgang ist) den zwischen ihnen gelegenen Teil der Spindel zum Längenwachstum befähigt.

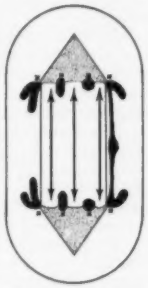


Fig. 10. Schema der durch die Streckung des Stemmkörpers auf die Chromosomen indirekt ausgeübten Zugwirkung. Die Pfeile zeigen den Druck an, den der Stemmkörper auf die Insertionspunkte der Chromosomen (die mit Kreuzchen bezeichnet sind) ausübt.

2. Die Tochterchromosomen sind mit den Basen der Halbspindeln fest verbunden (Isolierungsversuch). Da nun laut Annahme der Stemmkörper von diesen Basen begrenzt wird, so treibt er sie dadurch, daß er sich ausdehnt, auseinander. Ist das Chromosom lang und nur eine Stelle desselben (der sog. Insertionspunkt der Zugfasern) an der Spindel befestigt, dann wird es durch die Reibung im Medium deformiert (wie ein Stück Stoff, das man durch Wasser zieht) (Fig. 10 links). Ist es außerdem mit dem anderen Tochterchromosom verklebt, dann wird es gezerrt und gedehnt (Fig. 10 rechts).

3. Die Beschaffenheit des Cytoplasmas setzt der Verlängerung des Stemmkörpers früher oder später ein Ende[1]; vielleicht dadurch, daß sie ihn zum Quellen bringt (vgl. sein zusammengestauchtes Aussehen auf Fig. 1 *l m*).

Die beiden nächstliegenden Fragen, nämlich die Frage nach der Provenienz des Stemmkörpers und die nach der Natur seines Längenwachstums, müssen vorläufig offen bleiben.

In dieser soeben skizzierten „Theorie" der Anaphasebewegung ist kein Platz für eine Beteiligung der Halb-

[1] Arch. f. Entwicklungsmech. **46**, 304. 1921. Dies ist die in der Einleitung erwähnte Ausnahme.

[2] Z. B. bei Teilungsstadien der Mikronuclei von *Paramaecium* (R. HERTWIG); hingegen sind die bei Eireifungsspindeln von *Enteroxenos östergreni* von K. BONNEVIE (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **41**, Tafel XIX. 1906) beobachteten Torsionen der Spindel sicher ebenso zu beurteilen wie die hier beschriebenen.

[1] Sie kann aber auch nach der Zelldurchschnürung noch eine Weile weitergehen.

spindeln an dem Auseinanderweichen der Chromosomen, und ich habe auch schon oben die Gründe auseinandergesetzt, die gegen eine solche Beteiligung sprechen.

Man kann es wohl als einen Hauptfehler der Zug- und Stemmhypothese bezeichnen, daß sie die Möglichkeit, daß die Halbspindeln von dem Moment des Auseinanderweichens der Chromosomen an ihre Rolle ausgespielt haben könnten, nicht in Erwägung gezogen haben. Und die verschiedenen Versuche, die angenommene Rolle, die die Halbspindeln bei der Anaphasebewegung spielen sollten, mit dem Beobachteten in Einklang zu bringen, haben vielleicht am meisten dazu beigetragen, diese beiden Theorien in Mißkredit zu bringen.

Obwohl die hier mitgeteilten Beobachtungen sich in der Hauptsache auf die Anaphasebewegung beziehen, so möchte ich doch einer gewissen Abrundung zuliebe kurz ausführen, wie man sich die Rolle der Halbspindeln vorstellen könnte.

Das Entstehen der Spindel (Auswachsen der Spindelfasern oder Umordnung der Kerngrundsubstanz zur Spindelstruktur) *befördert die Chromosomen in die Äquatorialplatte. Wenn das geschehen ist, dann funktionieren die Halbspindeln höchstens als Widerlager für den Stemmkörper.*

Diese Vorstellung fußt auf einer Reihe von Beobachtungen, die ich hier nicht ausführlich mitteilen kann[1]. Nur eine von ihnen sei in aller Kürze erwähnt, da sie ebenfalls an entquollenen Spermatocyten von *Stenobothrus* gemacht wurde. Wenn in Übergangsstadien zwischen Prophase und Metaphase, wo also die Chromosomen im Kernraum noch verteilt sind, die Halbspindeln „auswachsen"[1], dann rücken die Chromosomen im Äquator zusammen. Und dasselbe ist der Fall bei frühen Metaphasen der zweiten Reifungsteilung.

Wenn wir die Resultate dieser Untersuchung als gesichert ansehen dürfen, so wäre damit die alte Stemmtheorie der Karyokinese (DRÜNER, MEVES, R. HERTWIG) sozusagen rehabilitiert, wenn auch in etwas modifizierter Form. Es ist allerdings noch die Frage, ob und inwieweit man diese Resultate verallgemeinern darf; denn sie gelten ja zunächst nur für die Spermatocytenteilungen einer Heuschrecke.

Es wird natürlich mein Bestreben sein, diese Versuche auch an anderen Objekten zu wiederholen und, wenn möglich, zu vertiefen. Man kann aber vielleicht erwarten, daß das Ergebnis derartiger Versuche von dem der oben referierten nicht wesentlich abweichen wird, da die oben skizzierte Vorstellung von dem Mechanismus der Karyokinese mit der Mehrzahl des vorliegenden descriptiven Materials nicht in Widerspruch steht.

[1] Vgl. BĚLAŘ, Ergebn. u. Fortschr. d. Zoolog. 6, 243. 1926.

[1] Man kann dieses Auswachsen an der entquollenen Zelle direkt sehen.

Über die Genetik und Physiologie der Selbststerilität.

Von FRIEDRICH BRIEGER, Berlin-Dahlem.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Abteilung CORRENS.)

Unter Selbststerilität wird allgemein die Erscheinung verstanden, daß die zweierlei Geschlechtszellen eines hermaphroditen Individuums zwar an sich funktionsfähig sind, daß sie aber einander nicht befruchten können. Diese allgemeine Formulierung würde es ermöglichen, nicht nur die höheren Pflanzen oder Tiere in die Diskussion zu ziehen, sondern auch die Thallophyten. Es würde sich dabei aber eine große Schwierigkeit dadurch ergeben, daß man begrifflich zwischen den Grunderscheinungen der Sexualität, der Spannung zwischen verschieden-geschlechtlichen Geschlechtszellen und der Abstoßung oder Indifferenz gleichgeschlechtlicher Geschlechtszellen, und der Selbststerilität unterscheiden müßte. Wir müssen uns jedoch in der vorliegenden Arbeit auf die höheren Pflanzen und Tiere beschränken, und die komplizierten Verhältnisse, die bei Pilzen und Algen aufgedeckt sind, unberücksichtigt lassen.

Im Tierreich ist Selbststerilität sehr selten. Sie ist nur bei *Ciona intestinalis* genauer untersucht. Unter den höheren Pflanzen sind dagegen eine große Anzahl selbststeriler Spezies aus fast allen Familien bekannt. Dazu gehören auch einige Kulturpflanzen wie die Zuckerrübe und der Roggen.

Die wissenschaftliche Untersuchung der Selbststerilität der höheren Pflanzen lenkte schon des Interesse DARWINS und seiner Zeitgenossen auf sich. Seitdem haben sich immer wieder neue Forscher an der Diskussion beteiligt, die dadurch niemals abbrach.

Es wurde bald festgestellt, daß die Selbststerilität dadurch bedingt ist, daß nach der Keimung des Pollens auf der Oberfläche der Narbe das Wachstum der Pollenschläuche durch die Narbe und den Griffel hindurch zu langsam ist, als daß die Schlauchspitzen, die die männlichen Geschlechtskerne enthalten, den Fruchtknoten mit den Samenanlagen noch rechtzeitig vor der Degeneration der Eier erreichen können. Diese Verhältnisse sind schematisch in Abb. 1, Fig. 1 dargestellt. Die Pollenschläuche haben hier gerade den Anfang des Griffels erreicht, während sie in der nebenstehenden Fig. 2, die eine fertile Kreuzung darstellt, bereits durch den Griffel hindurch in die Höhlung des Fruchtknotens und dort zu den Samenanlagen gelangt sind.

JOST (1907), der erste der modernen Pflanzenphysiologen, der die Anschauungen über die Physiologie der Selbststerilität klar formulierte, nahm an, daß jedes Individuum einer selbststerilen Spezies ganz spezifische Stoffe, „Individualstoffe", produziere, die die Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche im Griffel bestimmten. CORRENS (1912) wies dagegen nach, daß die Vorstellung von den „Individualstoffen" nicht dem tatsächlichen Sachverhalt gerecht würde. Er konnte bei seiner Versuchspflanze, *Cardamine*

pratense L., das Vorhandensein von erblichen „Linienstoffen" nachweisen. Die Nachkommen zweier selbststeriler Individuen waren nicht nur alle ebenfalls selbststeril, sondern sie bildeten Gruppen von mit einander kreuzungssterilen Individuen, die zu den Elternindividuen und den Angehörigen anderer Sterilitätsgruppen bestimmte Sterilitätsbeziehungen aufwiesen.

Mit diesen Ergebnissen wurde die Fragestellung in ausgesprochenem Maße genetisch-physiologisch. Das Problem wurde in den letzten beiden Jahrzehnten von diesem Gesichtspunkt aus von EAST und LEHMANN und ihren Mitarbeitern angegriffen und wurde, besonders durch die Untersuchungen der amerikanischen Schule, für eine Reihe von Pflanzen in weitgehender Weise gelöst. EAST arbeitete mit der selbststerilen *Nicotiana Sanderae* hort, die ein in jeder Beziehung günstiges Versuchsmaterial lieferte, während *Veronica syriaca* L., die Versuchspflanze LEHMANNS, aus technischen Gründen (Schwierigkeit der Kastration, geringe Lebensdauer der Pflanzen usw.) nicht ganz so geeignet war. Bei beiden Pflanzen wurde unabhängig der gleiche Sachverhalt aufgedeckt und durch EAST und MANGELSDORF (1925, 1926) und durch LEHMANNS Schüler FILZER (1926) in der gleichen Weise interpretiert. Sowohl EAST (1926) wie auch FILZER (1926) fanden bei der Durchsicht der Literatur, daß die Verhältnisse, die BAUR (1919) bei dem selbststerilen *Antirrhinum Segovia* beschrieben hatte, den Anforderungen der EAST-MANGELSDORFschen Theorie vollkommen entsprachen.

Nach der Theorie von EAST und MANGELSDORF (1925) wird das Pollenschlauchwachstum der selbststerilen Pflanzen durch eine Serie von multiplen Allelen[1] S_1, S_2, $S_3 \ldots S_n$ bestimmt. Pollenschläuche, die ein Allel dieser Serie enthalten, das auch in dem Griffel vorhanden ist, durch den die Schläuche wachsen sollen, werden in ihrem Wachstum so gehemmt, daß sie die Samenanlagen nicht rechtzeitig oder gar nicht erreichen und daher keine Befruchtung der Eier durchführen können, Nur Pollenschläuche, die andere Sterilitätsallele der Serie S enthalten, als im Griffel vorhanden sind, wachsen mit genügender Geschwindigkeit, um die Eier in den Samenanlagen rechtzeitig zu erreichen. Die Linienstoffe, denen CORRENS (1912) bereits eine faktorielle Basis zugeschrieben hatte, sind bei *Nicotiana Sanderae*, *Veronica syriaca* und *Antirrhinum Segovia* an die multiplen Allele S_1, $S_2 \ldots$ gebunden.

Diese zunächst etwas kompliziert erscheinenden Beziehungen sollen an Hand der schematischen Abb. 1 noch etwas genauer erläutert werden.

Dort sind 3Fruchtknoten einer Pflanze von der Konstitution S_1S_2 dargestellt, die mit dem Pollen dreier verschiedener Pflanzen bestäubt sind. Zunächst ist in Fig. 1 eine Narbe der S_1S_3-Pflanze mit Pollen der Pflanze selbst oder einer anderen Pflanze, die dieselben beiden Sterilitätsallele enthält, belegt. Die zweierlei Typen von Pollenschläuchen (S_1 und S_2) wachsen so langsam, daß eine Befruchtung nicht erfolgen kann.

In Fig. 2 dagegen wurden Pollen einer Pflanze, die zwei andere Sterilitätsallele, nämlich S_3 und S_4, enthält, auf die Narbe der S_1S_2-Pflanze gebracht. Das Wachstum aller Pollenschläuche ist in diesem Falle schnell und die Samenanlagen werden rechtzeitig befruchtet.

Da also keine Gamtenelimination eintritt, ist das Ergebnis einer sochen Kreuzung das folgende[1]:

$$S_1S_2 \times S_3S_4 = S_1S_3 + S_1S_4 + S_2S_3 + S_2S_4.$$

Es treten also vier verschiedene Genotypen auf, und die Pflanzen mit gleichen Sterilitätsfaktoren können zu Sterilitätsgruppen vereinigt werden. Die Individuen einer Gruppe geben die

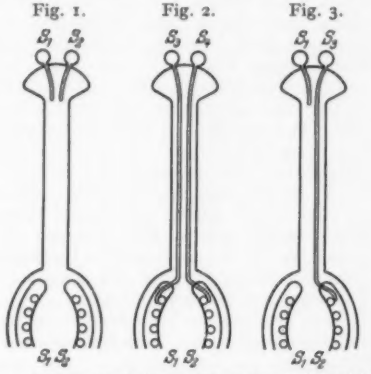


Abb. 1. Schematische Darstellung des Pollenschlauchwachstum in den Griffeln selbststeriler Pflanzen. Fig. 1: Eine selbssterile Pflanze, die die Faktoren S_1 und S_2 enthält, geselbstet oder gekreuzt mit einer Pflanze der gleichen Konstitution. — Fig. 2: Die gleiche Pflanze gekreuzt mit einer Pflanze, die nur andere Sterilitätsfaktoren enthält (S_3 und S_4). — Fig. 3: Die gleiche Pflanze gekreuzt mit einer dritten Pflanze, die ein gleiches Sterilitätsgen (S_1) und ein verschiedenes (S_3) enthält.

gleichen Sterilitätsbeziehungen, da sie ja alle die gleichen Faktoren enthalten. Sie sind zunächst miteinander steril. Sie sind aber fertil mit Vertretern der anderen Gruppen und mit den Eltern, da sie sich von diesen immer in einem Sterilitätsallel unterscheiden, wie man aus der oben gegebenen Formel ersieht.

In Fig 3 der Abb. 1 ist schließlich der Pollen einer S_3S_2-Pflanze auf die Narbe der S_1S_2-Pflanze gebracht worden. Da der S_2-Faktor in dem weib-

[1] Im Anschluß an JOHANNSEN, Elemente der exakten Erblichkeitslehre, III. Aufl. 1927, wird hier an Stelle des Ausdruckes „Allelomorph" der kürzere Terminus „Allel" verwandt.

[1] In dieser und allenfolgenden Kreuzungsformeln, wird die als Weibchen verwandte Pflanze immer vor dem als Männchen benutzten Individuum aufgeführt.

lichen Gewebe nicht enthalten ist, so wachsen die S_3-Pollenschläuche rasch durch den Griffel in den Fruchtknoten. Die S_1-Pollenschläuche sind dagegen in dem Griffel der S_1S_3-Pflanze in ihrem Wachstum gehemmt.

Das Ergebnis dieser Kreuzung ist dann das folgende:

$$S_1S_2 \times S_1S_3 = S_1S_3 + S_2S_3 + (S_1S_1) + (S_1S_2)\,.$$

Von den an sich möglichen vier Kombinationen werden die in Klammern eingeschlossenen zwei infolge der Wirkung des gemeinsamen Sterilitätsallels auf das Pollenschlauchwachstum eliminiert. Es treten also diesmal nur zwei Sterilitätsgruppen in der Nachkommenschaft auf.

Wird umgekehrt der Pollen einer S_1S_2-Pflanze auf eine Narbe einer S_1S_3-Plfanze gebracht, d. h. wird die reziproke Kreuzung hergestellt, so ist das Kreuzungsergebnis eine anderes:

$$S_1S_3 \times S_1S_2 = S_1S_2 + S_2S_3 + (S_1S_1) + (S_1S_3)\,.$$

Es fehlen zwar wieder zwei Genotypen in der Nachkommenschaft. Aber die beiden auftretenden Sterilitätsgruppen sind jetzt zum Teil andere als in der ersten Verbindung. In beiden Kreuzungen tritt die S_2S_3-Gruppe auf, aber außerdem erscheint das erste Mal die S_1S_3-Gruppe und das zweite mal die S_1S_2-Gruppe. Vergleicht man nun die Konstitution der Nachkommen mit der der Eltern, so findet man, daß *in den beiden reziproken Kreuzungen immer die Sterilitätsgruppe, zu der die Mutter gehörte, fehlt, während die des Vaters auftritt. Da in den reziproken Verbindungen der Vater verschieden ist, ist das Ergebnis reziproker Kreuzungen ein verschiedenes.*

Die eben geschilderte EAST-MANGELSDORFsche Theorie wurde auf drei verschiedenen Wegen bewiesen.

Zunächst wurden in einem außerordentlich großen Pflanzenmaterial von *Nicotiana Sanderae* (EAST und MANGELSDORF 1925, 1926) und *Veronica syriaca* (FILZER 1926) Kreuzungen von Pflanzen, die gar kein oder ein Sterilitätsallel gemeinsam hatten, analysiert, und volle Übereinstimmung mit den Forderungen der Theorie festgestellt.

Eine weitere Bestätigung wurde durch Ausnutzung eines technischen Kunstgriffes gefunden. Es ist bei *Nicotiana* möglich, von manchen an sich selbststerilen Pflanzen durch Selbsten Nachkommen zu erhalten, wenn man die Bestäubung schon an jungen Knospen vornimmt. Das Ergebnis einer solchen Knospenbestäubung wäre das folgende:

$$S_1S_2 \text{ geselbstet} = S_1S_1 + S_1S_2 + S_2S_2\,.$$

Es müssen drei verschiedene Sterilitätsgruppen auftreten, von denen zwei homozygotisch sind. Diese homozygotischen Formen geben nun wieder ganz eigenartige Resultate in den verschiedenen Verbindungen, auf die EAST (1926) im einzelnen hingewiesen hat. Von den drei nach Selbsten erhaltenen Gruppen sind zwei, die beiden homozygotischen, steril mit der dritten, der heterozygotischen, wenn ihr Pollen auf die Narbe der S_1S_2-Pflanzen gebracht wird, aber fertil, wenn umgekehrt Pollen von S_1S_2-Pflanzen auf die Narben der homozygotischen Pflanzen gebracht wurde.

$S_1S_2 \times S_1S_1$ steril	$S_1S_1 \times S_1S_2$ fertil
$S_1S_2 \times S_2S_2$ steril	$S_2S_2 \times S_1S_2$ fertil

Der dritte Beweis der Theorie ging schließlich von folgender Überlegung aus. Das Ergebnis reziproker Kreuzungen ist verschieden, soweit die Vererbung der Sterilitätsgene in Betracht kommt, wenn die beiden Eltern ein Sterilitätsallel gemeinsam haben. Analoge Unterschiede reziproker Kreuzungen und damit Abweichungen von den zunächst theoretisch zu erwartenden Spaltungszahlen müssen dann bei der Vererbung von Faktoren, die mit den Sterilitätsallelen gekoppelt, auftreten. Es war bei *Nicotiana Sanderae* möglich, in einem der Grundfaktoren für Anthokyanbildung „C" einen solchen Faktor zu finden. Es wurden mehrere tausend Nachkommen von Kreuzungen von Heterozygoten Cc zu Homozygoten cc geprüft und dabei ein Austauschprozentsatz von etwa 18% zwischen den Faktoren C bzw. c und den multiplen Allelen S gefunden. (BRIEGER und MANGELSDORF 1926a.) Es wurden ferner eine Anzahl von Kreuzungen heterozygotischer Cc-Pflanzen mit einander analysiert und auch dort die zu erwartenden Abweichungen von dem idealen theoretischen Verhältnis, der 3:1-Spaltung, gefunden. (BRIEGER und MANGELSDORF 1926 b.)

Die Untersuchung eines größeren Materials bei *Veronica syriaca* und *Nicotiana Sanderae* lieferte das auffallende Resultat, daß die Zahl der multiplen Allele der S-Serie sehr groß ist, jedenfalls sicherlich in beiden Arten die Zahl 10 überschreitet. Diese Feststellung bedeutet für die physiologische Erklärung der Selbststerilität eine gewisse Komplikation. Ein wesentlicher Fortschritt der Untersuchungen von CORRENS (1912) schien darin gelegen zu haben, daß an die Stelle der unbegrenzten Zahl von „Individualstoffen" eine beschränkte Zahl von „Linienstoffen" trat. Da jedem der aufgefundenen Sterilitätsallele ein Linienstoff zugeordnet werden muß, ist nach den Untersuchungen an *Nicotiana* und *Veronica* die Zahl der Linienstoffe als unbegrenzt groß anzunehmen. Die theoretischen Schwierigkeiten der Vorstellung einer sehr großen Anzahl von in ihrer Wirkungsweise zwar gleichen, aber doch spezifischen chemischen Substanzen müssen nun wieder in der Diskussion berücksichtigt werden.

Wir wollen uns nun der Frage nach der physiologischen Wirkung der Selbststerilitätsallele zuwenden. Daß es sich bei der Selbststerilität um Fragen der Pollenphysiologie, des Wachstums der Pollenschläuche in den Griffeln handelt, setzte JOST (1907) wohl als erster klar auseinander. EAST und PARKS (1917) studierten die Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche steriler und

fertiler Verbindungen genauer. Sie kamen zu der Feststellung, daß in fertilen Verbindungen das Schlauchwachstum sehr stark beschleunigt wird, so daß die Wachstumskurve der Kurve einer autokatalytischen Reaktion entspricht. In sterilen Verbindungen dagegen ist die Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit nur gering und die Wachstumskurve nähert sich einer geraden Linie.

Wie aus den Kurven von EAST und PARKS zu ersehen war und wie die in Abb. 2 nach eigenen Messungen reproduzierten Kurven erkennen lassen, ist die Beschleunigung des Wachstums der Pollenschläuche in sterilen Verbindungen verschieden bei verschiedenen Pflanzen.

In Abb. 2 *F* ist zunächst eine Durchschnittskurve einer fertilen Verbindung wiedergegeben. Man erkennt deutlich das rasche Ansteigen der Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche, die es bewirkt, daß die Befruchtung durchschnittlich 3 bis 4 Tage nach der Bestäubung eintritt. Diese starke Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit mit zunehmendem Abstand von der Narbe erklärt die zunächst auffallende Beobachtung, daß für den Erfolg einer Kreuzung die Gesamtlänge des Griffels, d. h. also die Länge des Weges, den der Pollenschlauch durchwachsen muß, keine wesentliche Rolle spielt. Wenn die Schlauchspitze das erste Drittel des Griffels durchwachsen hat, ist die Geschwindigkeit so groß, daß Unterschiede der Griffellänge von fast 10 cm, wie sie zwischen der typischen *N. alata*-Blüte mit 10 cm Griffellänge und der typischen *N. Forgetiana*-Blüte mit 1,5 cm Griffellänge, nur ein Herausschieben des Zeitpunktes der Befruchtung um Stunden verursachen.

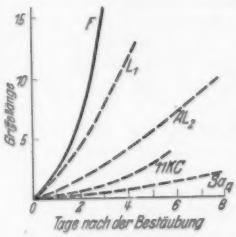


Abb. 2. Wachstumskurven von Pollenschläuchen verschiedener Individuen der selbststerilen *Nicotiana Sanderae*. Kurve *F* stellt die Wachstumskurve einer fertilen Verbindung dar. Die anderen Kurven veranschaulichen das Wachstum der Pollenschläuche einiger Pflanzen nach Selbsten.

Außerdem sind in Abb. 2 die Wachstumskurven der Pollenschläuche einiger selbststeriler *N. Sanderae*-Formen nach Selbsten dargestellt. Während die Kurve der Pflanze „Sa_9" außerordentlich langsam steigt, näher sich die der Pflanze „L_1" den Kurven der fertilen Verbindungen. Die anderen beiden Formen geben Kurven mit einem mehr intermediären Verlauf.

Durch Interpolation der Kurve der Pflanze „L_1" kann man feststellen, daß hier bei einer Griffellänge von 30 cm eine Befruchtung etwa sieben Tage nach der Bestäubung erfolgen würde, genügend lange Lebensdauer der Blüte vorausgesetzt. Es ergibt sich damit umgekehrt die Schlußfolgerung, daß man durch Verlängerung der Lebensdauer der Blüte nach der Bestäubung in manchen Fällen eine sterile Verbindung in eine fertile oder besser in eine „pseudofertile" (EAST) umwandeln kann. Tatsächlich ist auch Pseudofertilität in verschiedenen Linien von *N. Sanderae* beobachtet worden.

EAST berichtet, daß gegen Ende der Vegetationszeit die Blüten länger als gewöhnlich frisch bleiben und daß dann häufig ein Samenansatz nach Selbsten erfolgt. Er nannte diese Erscheinung „endseason-pseudofertility".

Das Gleiche, was hier die Pflanze selbst bewirkt, kann man auch experimentell dadurch erreichen, daß man Knospen mehrere Tage vor dem Öffnen bestäubt. Es ist dabei verhältnismäßig gleichgültig, wie zeitig die Bestäubung ausgeführt wird, da die Keimung der Pollenkörner auf der Narbe erst in einem bestimmten Entwicklungsstadium der Narbe erfolgt. Bis dahin bleiben die ungekeimten Körmen auf der Narbe unverändert liegen. Welche Veränderungen der Narbe es sind, die die Keimung erst gestatten, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden. Jedenfalls kann die Keimung bereits erfolgen, ehe das sogenannte „Narbensekret" auftritt, das durch Verquellen der Wände der Narbenzellen gebildet wird.

Nicht bei jeder Pflanze findet sich die „Knospen-Pseudofertilität". In manchen Fällen kommt die Narbe erst so spät in das Entwicklungsstadium, das die Keimung gestattet, daß der Pollen einer bestäubten Knospe nur wenig im Vorteil vor dem einer bestäubten offenen Blüte ist. Ferner ist, wie auch Abb. 2 zeigt, in manchen Individuen die Zuwachsgeschwindigkeit der Schläuche so gering, daß selbst eine Verlängerung der Wachstumszeit um mehrere Tage eine Befruchtung nicht ermöglicht.

Die Unterschiede des Wachstums der Pollenschläuche in ganz selbststerilen und in selbststerilen, aber etwas pseudofertilen Verbindungen ist in Abb. 3 schematisiert dargestellt. Während der

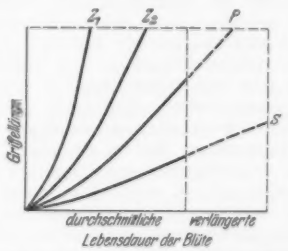


Abb. 3. Diagramm verschiedener Pollenschlauch-Wachstumskurven. Kurve Z_1 und Z_2 sind zwei Zertationskurven, Kurve *P* ist die Kurve einer selbststerilen, aber etwas pseudofertilen Pflanze, und Kurve *S* die einer streng selbststerilen Pflanze.

durchschnittlichen Lebensdauer einer Blüte wird von den Pollenschläuchen S nur etwa ein Drittel, von den Pollenschläuchen P etwa zwei Drittel der Griffellänge durchwachsen. Wird nun auf

irgend einem Wege die Lebensdauer der Blüte verlängert, so erreichen die Pollenschläuche P schließlich doch noch die Fruchtknoten mit den Samenanlagen. Die Pollenschläuche der ganz sterilen Verbindung S dagegen haben dann erst etwa die Mitte des Griffels erreicht.

Der Verlauf der Wachstumskurven läßt verständlich erscheinen, daß die Griffellänge keinen Einfluß auf den Grad der Pseudofertilität ausübt. Die Pflanze Sa_9 hatte zum Beispiel eine durchschnittliche Griffellänge von zirka 18 mm, die Pflanze L_1 von zirka 40 mm. Das Wachstum der Pollenschläuche auf Pflanze Sa_9 ist jedoch so gering, daß selbst etwa 20 Tage nach der Keimung des Pollens die Schlauchspitzen kaum viel mehr als 10 mm von der Narbe entfernt sein werden.

Über die physiologische Wirkungsweise der Linienstoffe kann man sich mit EAST folgendes Bild machen. Es werden vom Griffel die den anwesenden Sterilitäts-Allelen entsprechenden Linienstoffe gebildet. Diese dringen in die Pollenschläuche ein und treten dort in Wechselwirkung mit den vorgebildeten Linienstoffen des Pollens. Daß die Reaktion der beiden Linienstoffe mit einander im Pollenschlauch erfolgt, kann man daraus schließen, daß sich Pollenschläuche verschiedener Konstitution, wenn sie zusammen in einem Griffel wachsen, gar nicht beeinflussen.

Welcher Art ist nun die Reaktion der Linienstoffe mit einander im Pollenschlauch? EAST (1926) hielt es für am wahrscheinlichsten, daß *eine Verschiedenheit der Linienstoffe das beschleunigte Wachstum bedingt*. Er kommt zu dieser Vorstellung auf Grund genetischer Erwägungen. Er glaubte, die Existenz zweier Serien von Sterilitäts-Allelen annehmen zu müssen, und mußte daraus weiter schließen, daß die Verschiedenheit eines der in diesem Falle in jeder diploiden Pflanze vorhandenen vier und in jedem Pollenschlauch enthaltenen zwei Sterilitätsgene ausreicht, um das Wachstum eines Pollenschlauches zu beschleunigen. Bis jetzt liegt jedoch kein bindender Beweis vor, daß zwei Serien von Sterilitätsfaktoren existieren. Es erscheint daher jetzt doch wahrscheinlicher (BRIEGER 1927), daß umgekehrt *Faktorengleichheit eine Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit bedingt*. Als die Normalform der Wachstumskurve wird dabei die stark beschleunigte Kurve angesehen, die ja allgemein die typische Wachstumskurve darstellt. Die Besonderheit der selbststerilen Pflanzen liegt dann darin, daß die Beschleunigung in bestimmten Kreuzungen mehr oder weniger stark durch eine antagonistisch wirkende Hemmung verringert oder ganz unterdrückt wird.

Der Grad der Hemmung der normal beschleunigten, in Abb. 2 abgebildeten Wachstumskurve, hängt, worauf EAST (1926) hinweist, von den anwesenden modifizierenden Faktoren ab. Daß es erbliche Faktoren gibt, die den Grad der Selbststerilität beeinflussen, ist erst in einigen Fällen ganz sicher nachgewiesen. Am klarsten liegen hier die Verhältnisse bei einem von BRIEGER (1927) beschriebenen Pseudofertilitätsfaktor „P".

Wenn wir von gewissen besonderen Komplikationen absehen, die noch nicht in allen Einzelheiten klarliegen, so ist der Sachverhalt der folgende. Der „P"-Faktor trat als Mutation in einer sonst normalen S_1S_3-Pflanze auf. Er äußert sich nicht, wenn der Pollen dieser Pflanze auf andern, nicht mutierten pp-Pflanzen geprüft wurde; d. h. der Pollen dieser war steril auf Narben von normalen Pflanzen der Konstitution S_1S_3. Dagegen war die Pflanze, die den P-Faktor enthielt, als Weibchen fertil für S_3-Pollen, trotzdem sie die Konstitution S_1S_3 besaß. Da die normale Sterilität für S_1-Pollen nicht beeinflußt war, traten als Nachkommen nur S_1S_3- und S_3S_3-, aber keine S_1S_1-Pflanzen auf.

Der P-Faktor ist ein typischer Pseudofertilitätsfaktor. Er modifiziert nur die Wirkung der S-Faktoren. Das Wesentliche erscheint mir dabei, daß er nur einen Einfluß hat, wenn er im Griffelgewebe anwesend ist. Pollen, der den P-Faktor besitzt, verhält sich ganz genau so wie Pollen, dem der P-Faktor fehlt, der also das Gen p führt.

Die physiologische Erklärung für diese Verhältnisse liegt darin, daß, wie wir oben schon sahen, das Griffelgewebe zunächst die den anwesenden S-Faktoren entsprechenden Linienstoffe erzeugt, die dann in die Pollenschläuche hereindiffundieren. Die Wirkung des P-Faktors geht in der oben besprochenen Mutante nun dahin, daß sie in ihren Griffeln und Narben nicht den dem anwesenden S_3-Faktor entsprechenden Linienstoff bilden konnte.

Der Faktor P wurde auf die Nachkommen der Pflanze, in der er zuerst aufgetreten war, vererbt. Hierbei bedingten besondere Komplikationen, daß die Spaltung zahlenmäßig nicht die zunächst erwarteten Verhältnisse gab. Der Faktor wurde jedoch wie ein dominanter Faktor verebt.

Anders waren dagegen die Verhältnisse, wenn Pflanzen, die heterozygotisch Pp waren, nicht geselbstet, sondern mit nicht verwandten pp-Linien gekreuzt wurden (BRIEGER, unveröffentlicht). Erwartet war eine Spaltung in 1 selbststeril : 1 pseudofertil. Bei der Kreuzung mit einer hochgradig selbststerilen Pflanze (Sa_{10}) traten jedoch nur selbststerile Nachkommen auf; bei Kreuzung mit einer etwas pseudofertilen Pflanze (29-FA) einige schwach pseudofertile Nachkommen, und erst bei Kreuzung mit einer anderen schwach pseudofertilen Pflanze (26-EA) wurde die erwartete Spaltung in die gleiche Zahl von pseudofertilen und selbststerilen Pflanzen gefunden. Dieses Verhalten scheint klar zu zeigen, daß dem neu als Mutation aufgetretenen Faktor „P" keine besondere Stellung zukommt, sondern daß er sich den schon bekannten, wenn auch nicht faktoren-analytisch genau erfaßten Modifikationsfaktoren der Selbststerilität einordnet. Er ist, je nach den anwesenden anderen Modifikationsfaktoren, epistatisch oder hypostatisch.

Welche Rolle dem von COMPTON bei *Reseda*, von EAST bei *Nicotiana Langsdorffii* und von BAUR bei verschiedenen selbstfertilen *Antirrhinum*-Arten gefundenen „dominanten Selbstfertilitätsfaktor" zukommt, scheint neuerdings etwas zweifelhaft geworden zu sein. Neue, noch nicht abgeschlossene Untersuchungen der Kreuzung *N. Sanderae* × *N. Langsdorffii* lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß der hypothetische dominante F-Faktor sich in manchem ähnlich wie der oben besprochene P-Faktor verhält.

Wir wiesen bereits darauf hin, daß die Richtigkeit der EAST-MANGELSDORFFschen Hypothese erst bei *Nicotiana Sanderae*, bei *Veronica syriaca* und bei *Antirrhinum Segovia* bewiesen werden konnte. Der Nachweis der Existenz von Modifikationsfaktoren der Selbststerilität, von mehr oder weniger kräftig wirkenden Pseudofertilitätsfaktoren bei *N. Sanderae*, und einige Angaben von BAUR, die auf die Existenz solcher Faktoren auch bei *Antirrhinum Segovia* schließen lassen, werden vielleicht bei dem Versuche helfen, die komplizierten Verhältnisse bei anderen ganz oder teilweise selbststerilen Pflanzenarten zu verstehen. Es ist sehr wohl möglich, daß zum Beispiel bei dem von SIRKS (1927) untersuchten *Verbascum phoenicum*, bei der Zuckerrübe oder dem Roggen das Kräfteverhältnis der einzelnen Faktoren soweit verschoben ist, daß wir nicht eine Serie multipler Selbststerilitätsallele und eine ganze Reihe verschiedener Modifikationsfaktoren unterscheiden können, sondern daß eine größere Anzahl in ihrer Wirkung gleichstarker polymerer Faktoren existiert, die alle einen Einfluß auf das Pollenschlauchwachstum haben. Je nach der Gesamtkonstitution resultieren dann die verschiedensten Stufen von vollkommener Selbststerilität bis zu vollkommener Selbstfertilität.

Durch die eben besprochenen Untersuchungen ist die Frage der Selbststerilität der höheren Pflanzen insoweit gelöst, als sie auf eine allgemeinere Fragestellung zurückgeführt werden konnte. Es handelt sich um besondere Fragen der Genetik und Physiologie des Pollenschlauchwachstums. Im Laufe des letzten Jahrzehntes sind in einer ganzen Reihe von selbstfertilen Pflanzen, bei *Melandrium* (CORRENS), *Oenothera* (RENNER, HERIBERT-NILSSON), *Zea Mays* (BRINK, JONES und P. MANGELSDORF), *Datura* (SIRKS) — (vgl. auch die Zusammenstellung bei BRIEGER 1926) — Erbfaktoren gefunden worden, die einen Einfluß auf das Wachstum der Pollenschläuche haben. In manchen Fällen ist der Unterschied zwischen diesen Genen und den Selbststerilitäts-Allelen nur ein quantitativer. Es besteht eine Wechselwirkung zwischen Griffelgewebe und Pollenschlauch, die je nach der Konstitution zu einer Förderung oder Hemmung des Wachstums bestimmter Pollenschlauch-Genotypen führt. In anderen Fällen liegt ein anderer Mechanismus insofern vor, als die Wechselwirkung zwischen dem Leitgewebe des Griffels und den Pollenschläuchen fehlt, und die Pollenschläuche je nach ihrer Konstitution eine bestimmte Wachstumsgeschwindigkeit besitzen, unabhängig von der Konstitution des Griffels, in dem sie wachsen.

Diese Pollenschlauchfaktoren modifizieren die Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche nur wenig, verglichen mit der starken Hemmung durch die Selbststerilitätsfaktoren. Sie verlangsamen oder beschleunigen das Wachstum bestimmter Genotypen und bedingen dadurch eine Konkurrenz der Pollenschläuche untereinander, die mit HERIBERT-NILSSON als „Zertation" bezeichnet werden kann. In Abb. 2 sind schematisch in den Kurven Z_1 und Z_2 der Verlauf des Wachstums von Pollenschläuchen unter dem Einfluß solcher Zertationsfaktoren dargestellt. Beide Arten von Pollenschläuchen durchwachsen die Griffel mit genügender Geschwindigkeit, um eine Befruchtung der Samenanlagen vor dem Welken, vor dem Ablauf der normalen Lebensdauer der Blüte, auszuführen. Aber die Pollenschläuche Z_1 kommen im Durchschnitt eher zu den Samenanlagen und gewinnen dadurch einen Vorsprung vor den Z_2-Pollenschläuchen bei der Befruchtung.

Die Kurven der Figur stellen Durchschnittswerte der Wachstumsgeschwindigkeiten dar. Die Größe der Variation innerhalb eines Typs ist in den einzelnen Fällen verschieden.

Je nach der Zahl der Pollenschläuche, die in einem Griffel miteinander konkurrieren, dem Unterschiede der durchschnittlichen Zuwachsgeschwindigkeiten der verschiedenen Pollenschlauchtypen und dem Ausmaße der Variabiltät der Geschwindigkeiten wechselt das Verhältnis der Z_1- und Z_2-Pollenschläuche, die unbefruchtete Samenanlagen finden. Wird beispielsweise eine ganz geringe Pollenmenge auf die Narbe gebracht, so treffen auch noch die langsam wachsenden Pollenschläuche auf unbefruchtete Samenanlagen und die Konkurrenz der Pollentypen wirkt sich nicht aus (CORRENS). Transgredieren die Variationsbreiten der beiden Typen stark, so wird die Konkurrenz gemildert, da die +-Varianten des langsamen Typs schneller wachsen als die —-Varianten des schnellen und diese daher überholen. Je größer die Zahl der Pollenschläuche und je größer die Differenz der Zuwachsgeschwindigkeiten ist, um so schärfer wird die Zertation, bis im äußersten Falle nur noch die schnell wachsenden Pollenschläuche Samenanlagen befruchten.

Zum Vergleich sind im Diagramm in Abb. 3 die Hemmungskurven von Pollenschläuchen selbststeriler Pflanzen eingezeichnet, und zwar die Kurve einer streng selbststerilen Pflanze (S) und einer etwas pseudofertilen (P). Sie unterscheiden sich von den Zertationskurven nur dadurch, daß die Pollenschläuche so langsam wachsen, daß sie während der normalen Lebensdauer der Blüte noch nicht den Fruchtknoten erreicht haben.

Es erscheint mir von Interesse, anhangsweise noch einmal kurz auf das Auftreten der Selbststerilität im Tierreich hinzuweisen. Der einzige festge-

stellte und auch einigermaßen analysierte Fall ist die Selbststerilität von *Ciona intestinalis*, die zuerst von CASTLE beschrieben worden ist und dann mehrfach von MORGAN einer genauen Untersuchung unterzogen wurde. Ein gemeinsamer Zug der Selbststerilität bei *Ciona* und bei den oben besprochenen Pflanzen läßt sich feststellen: Durch Besonderheiten des weiblichen Diplonten wird das Sperma bzw. der Pollenschlauch daran gehindert, das Ei zu erreichen und die Befruchtung durchzuführen. Bei den höheren Pflanzen wird dies durch die Bildung der Linienstoffe im Leitgewebe bedingt, bei *Ciona* durch Besonderheiten der Eimembran.

Ob dieser „block to fertilization" bei *Ciona* genotypisch bedingt ist wie bei *Nicotiana* oder nur phänotypisch, ist nicht sicher bekannt. MORGAN gibt nur an, daß neben der Selbststerilität gewisse Anzeichen einer Gruppensterilität vorhanden sind. Jedenfalls liegt hier ein Fall vor, in dem sich das Sperma je nach seiner Herkunft physiologisch verschieden verhält. Es wäre von sehr großem theoretischem Interesse, wenn sich etwa feststellen ließe, daß dies Verhalten genotypisch bedingt ist und nicht nur rein durch das von dem Muttertier übernommene Plasma. Bisher mußte angenommen werden, daß sich in der Haplophase bei Tieren keine spezifischen Gene wirksam zeigen (MOHR, MÜLLER).

Literatur:

BAUR, E., Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **21**, 48–52. 1919.
BRIEGER, F., Americ. naturalist **60**, 183–191. 1926.
BRIEGER, F., Biol. Zentralbl. **43**, 122–128. 1927.
BRIEGER, F., und MANGELSDORF, A. J., Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) **12**, 248–255. 1926a.
BRIEGER, F., und MANGELSDORF, A. J., Proc. of the Sterility Conference New York 1926b.
CORRENS, C., Festschrift d. med.-naturw. Ges. zur 84. Vers. d. Naturf. und Ärzte 1912.
CORRENS, C., Naturwissenschaften 1916, H. 14–16.
EAST, E. M., und PARK, J. B., Genetics **3**, 353–366. 1918
EAST, E. M., und MANGELSDORF, A. J., Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) **11**, 166–171. 1925.
EAST, E. M., und MANGELSDORF, A. J., Genetics **11**, 466 bis 481. 1926.
EAST, E. M., Americ. journ. gen. phys. **8**, 344–367. 1926.
EAST, E. M., Hereditas **9**. 1927.
FILZER, P., Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **41**, 137–197. 1926.
JOST, L., Bot. Ztg. **65**, 77–117. 1907.
LEHMANN, E., Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **27**, 167–177. 1921.
MORGAN, T. H., Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) **9**, 170–171. 1923.
SIRKS, M. J., Genetics **8**, 345–367. 1926.

Über Chromosomenelimination bei der Taufliege[1].

Vorläufige Mitteilung.

Von CURT STERN, Berlin-Dahlem.
(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Abteilung GOLDSCHMIDT.)

In den verschiedenen Tiergruppen, besonders unter den Insekten, treten als seltene Abnormitäten gelegentlich Individuen auf, die gleichsam mosaikartig aus Stücken von Individuen verschiedener Rassen oder verschiedenen Geschlechts zusammengesetzt sind und daher auch Mosaiktiere heißen. Am häufigsten treten Geschlechtsmosaike auf, die also aus männlichen und weiblichen Stücken zusammengesetzt sind. Die Gonaden selbst, wie auch die sekundären Geschlechtscharaktere, können in verschiedenen Teilen der Gynandromorphe oder Gynander, wie man diese Geschlechtsmosaike gewöhnlich nennt, in verschiedener Weise, also männlich oder weiblich, differenziert sein, so daß man z. B. Tiere findet, die rechts von der „Symmetrieebene" weiblich, links männlich ausgebildet sind.

Da, wie wir wissen, die Geschlechtsbestimmung normalerweise bei den höheren diploiden Tieren auf dem Vorhandensein von *zwei* X-Chromosomen in dem einen Geschlecht, von *einem* X-Chromosom in dem anderen Geschlecht beruht, so gehen die modernen Theorien des Gynandromorphismus auf die Annahme zurück, daß in dem einen Teile der Gynander zwei X-Chromosomen, in dem anderen ein X-Chromosom enthalten sind. Bei der Taufliege *Drosophila melanogaster* besitzt das Weibchen zwei X-Chromosomen, das Männchen ein X-Chromosom. Hier konnten MORGAN und BRIDGES (1919) beweisen, daß in der Tat auch die weiblichen Teile von Gynandern zwei X-Chromosomen, die männlichen Teile nur ein X-Chromosom enthalten. Dieser Beweis wurde durch eine eingehende genetische Analyse geführt, unter Benutzung geschlechtsgebundener Merkmale. Das sind solche Eigenschaften, deren Erbfaktoren ihren Sitz im X-Chromosom haben, aber selbst nichts mit der Bestimmung des Geschlechtes zu tun haben. Wenn nun die verschiedene geschlechtliche Differenzierung der Teile eines Gynanders auf die verschiedene Zahl der X-Chromosomen in den Zellen zurückgeführt werden kann, die diese Teile bilden, so müssen auch die geschlechtsgebundenen Charaktere eine mosaikmäßige Verteilung aufweisen. Dies war in der Tat der Fall. Die Entstehung von fast allen bei der Taufliege beobachteten Gynandern ließ sich dabei auf folgende Weise erklären (Fig. 1): Im befruchteten Ei mit zwei X-Chromosomen teilen sich während der Embryonalentwicklung die Furchungskerne. Bei einer Teilung, der ersten in unserem Schema,

[1] Die Arbeit wurde begonnen während eines Aufenthaltes in dem Zoologischen Institut der Columbia-Universität, New York, der durch ein Stipendium des International Education Board ermöglicht war. Die Versuche wurden in Berlin-Dahlem weitergeführt.

werden nicht alle Tochterchromosomen in die Tochterkerne einbezogen, sondern das eine X-Chromosom bleibt in der Mitte der Spindel zurück, wo es allmählich aufgelöst wird. Als Ergebnis dieses Eliminationsvorganges erhält der eine Tochterkern zwei X-Chromosomen, der andere nur eines. Aus den Abkömmlingen des ersten entstammen die weiblichen, aus denen des zweiten die männlichen Teile des so entstehenden Gynandromorphen. Enthält das eine X-Chromosom eine Anzahl von recessiven Erbfaktoren, das andere die dominanten Allele[1] derselben, so dürfen die weiblichen Teile des Gynanders nur die dominanten Charaktere zeigen. Ist das eliminierte Chromosom dasjenige, in dem diese dominanten Gene gelegen waren, so enthalten die männlichen Teile des Gynanders nur das Chromosom mit den recessiven Faktoren. Sie müssen also diese recessiven Eigenschaften zur Schau tragen und dürfen keines der dominanten zeigen. Dies wurde gefunden und damit der genetische Beweis für die aufgestellte Theorie des Gynandromorphismus geliefert.

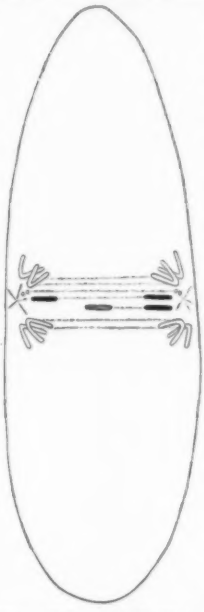


Fig. 1. Schematische Darstellung der Entstehung von Gynandromorphismus durch Chromosomenelimination.

Bei einer Heuschrecke hat PEARSON neuerdings auch den cytologischen Nachweis geliefert, daß die weiblichen Teile von Gynandromorphen zwei X-Chromosomen, die männlichen Teile nur ein X-Chromosom in ihren Zellkernen enthalten.

Ähnliche Mosaikformen, wie sie die Gynander in bezug auf das X-Chromosom darstellen, sind in bezug auf das kleine sog. vierte Chromosom von *Drosophila* bekannt geworden. Das sind also Individuen, die aus Teilen mit zwei vierten und solchen mit einem vierten Chromosom zusammengesetzt sind. Dagegen sind bisher, von einer gleich zu erwähnenden Ausnahme abgesehen, niemals Mosaikformen aufgetreten, die auf eine entsprechende Abnormität ihres Chromosomenbestandes in bezug auf die langen sog. zweiten oder dritten Chromosomen hätten schließen lassen. Man hat das Fehlen mit der sehr starken Störung des Gleichgewichtes der Gene erklärt, die durch den Fortfall eines so großen Chromosoms entsteht und angenommen, daß solche Mosaike während der Entwicklung zugrunde gehen. Diese Annahme ist wohl berechtigt, da man ganze Individuen mit nur einem X-Chromosom — das sind ja Männchen — und auch solche mit nur einem vierten Chromosom kennt, dagegen niemals solche, mit einem fehlenden langen Chromosom beobachtet hat, obwohl die Gelegenheit zu ihrer Entstehung vorlag[1].

Im Gegensatz zu den bisher erwähnten Mosaiken, die gewöhnlich aus mehr oder weniger gleichgroßen Teilen der beiden Zellarten zusammengesetzt sind, sind andere Tiere, die ich Fleckenmosaike nennen möchte, überwiegend einheitlich konstituiert und weisen nur einen verhältnismäßig kleinen Fleck andersartigen Gewebes auf. Der Unterschied zwischen ihnen und den anderen Mosaikformen ist einfach entwicklungsgeschichtlicher Natur. Bei diesen erfolgt die Elimination des einen Chromosoms auf einem sehr frühen Furchungsstadium, z. B. wohl auf dem ersten bei den relativ häufigen bilateralen Mosaiken, so daß beide aus der Eliminationsteilung hervorgegangenen Tochterkerne zu etwa gleichen Teilen an dem Aufbau des sich entwickelnden Individuums teilhaben; bei jenen dagegen erfolgt die Chromosomenelimination in einer verhältnismäßig späten Kernteilung, so daß die Abkömmlinge des Kerns mit der geringen Chromosomenzahl nur einen kleinen Zellbezirk des erwachsenen Individuums bilden können.

Die gewöhnlichen Gynander treten bei der Taufliege nur spontan und sehr selten auf. MORGAN und BRIDGES schätzten ihre Zahl auf 1 unter 2200 Fliegen, eine Schätzung, die nach eigenen Beobachtungen eher zu hoch als zu niedrig gegriffen ist. BRIDGES hat jedoch neuerdings eine Rasse beschrieben, die in einem erheblichen Prozentsatz (3—12%) Fleckengynander hervorbringt. Er fand eine Mutante (Minuta-n genannt), die kleine Borsten statt der normalen langen bedingt, dominant ist und ihren Sitz im X-Chromosom hat. Aus Eiern, die homozygot in bezug auf Minuta-n sind, also M-n-M-n-Weibchen und M-n-Männchen, können keine erwachsenen Tiere entstehen. Es existieren also nur M-n-Weibchen, die in dem einen X-Chromosom M-n, in dem anderen das normale Allel besitzen. An solchen Weibchen beobachtete BRIDGES nun häufig einige Borsten, die nicht kurz waren, sondern die normale Länge aufwiesen. Die Analyse ergab, daß in den Zellen an diesen Stellen *das* X-Chromosom, welches den Faktor M-n trug, eliminiert worden war. Wenn BRIDGES nämlich durch Kreuzungen Weib-

[1] Allel = Allelomorph (nach JOHANNSEN, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Auflage 1926).

[1] Hier sind außerdem einige wenige Fälle von Mosaiken zu erwähnen, die eine andere Deutung erfahren müssen als die durch Entstehung im Gefolge von Chromosomenelimination. Sie lassen sich erklären durch Doppelbefruchtung eines zweikernigen Eies. Unter ihnen befinden sich auch einige Mosaike in bezug auf Charaktere der zweiten und dritten Chromosomen. Doch befinden sich hier natürlich in jeder Zelle zwei vollständige Chromosomengarnituren.

chen herstellte, bei denen das eine X-Chromosom M-n enthielt, das andere einige recessive Gene, so waren diese Fliegen äußerlich normal, mit Ausnahme der kurzen Borsten. In den Fleckengynandern aber zeigte der Fleck sowohl lange Borsten wegen des Fortfalls von M-n, als auch die recessiven Charaktere, da ja mit dem M-n-Chromosom auch die normalen, über sie dominierenden Gene eliminiert worden waren. BRIDGES fand weiter, daß stets nur das M-n führende X-Chromosom eliminiert wurde, das ja von der Mutter auf die Tochter übertragen wird, und niemals das vom Vater erhaltene X-Chromosom. Bei den gewöhnlichen Gynandern hatten die Untersuchungen ebenso häufig Elimination des väterlichen wie des mütterlichen X-Chromosoms erwiesen. Ob der Faktor M-n, der also außer der Kurzborstigkeit noch die Elimination *des* Chromosoms bedingt, in dem er selbst liegt, dies direkt bewirkt, oder ob der Faktor die Konstitution des Eies so beeinflußt, daß stets das mütterliche X-Chromosom eliminiert wird, das hier eben M-n enthält, läßt sich nach diesen Versuchen nicht entscheiden.

BRIDGES griff auch die Frage an, ob die Elimination nur auf das X-Chromosom beschränkt ist oder sich auf die anderen Chromosomen (die sog. Autosomen) erstreckt. In den weitaus meisten Flecken war nur das X-Chromosom eliminiert. In zwei Individuen jedoch wurden Flecken gefunden, die BRIDGES durch die Elimination eines ganzen Chromosomensatzes entstanden denkt, und die somit nur je ein Chromosom jeder Art besitzen, also haploid sind. Diese Annahme gründet sich auf drei Tatsachen, deren Deutung wiederum einige hypothetische Voraussetzungen nötig macht: 1. Die Größe der Teile, die von den den Fleck bildenden Geweben gebildet werden, war erheblich kleiner als sie für die entsprechenden Teile gewöhnlicher Fliegen oder von Flecken, die durch Ausfall nur eines X-Chromosoms entstanden sind, normal ist. Auch die Zellengröße in diesen besonderen Flecken war kleiner als normal. Beides wäre bei Haploidie zu erwarten. 2. In den Fällen, in denen in den gewöhnlichen Flecken die Bestimmung des Geschlechtes des Fleckes möglich war (in denen also Merkmale zu erkennen waren, die in den beiden Geschlechtern verschieden ausgeprägt sind) hatte sich der Fleck stets als männlich determiniert erwiesen, wie es bei Fleckengynandern zu fordern war. In den vermutlich haploiden Flecken ließ sich jedoch die Konstitution als weiblich bestimmen. Daß haploide Taufliegen Weibchen sind, hatte BRIDGES aus ganz anderen Erwägungen heraus vermutet. 3. Die zwei Flecken zeigten die Charaktere, die durch recessive Gene des einen, nicht M-n enthaltenden X-Chromosoms, bedingt worden und für die diese Weibchen heterozygot waren. In den Zellen der Flecken war also nur dies X-Chromosomen vorhanden, das andere eliminiert worden. Eines der beiden Weibchen mit diesen merkwürdigen Flecken war nun außerdem noch heterozygot für einen recessiven Faktor im dritten Chromosom. In dem Fleck hatte sich dieser Faktor deutlich ausgeprägt. Hieraus schloß Bridges, daß das andere dritte Chromosom mit dem dominanten normalen Allel eliminiert worden war. Da nun, wie oben erwähnt, Tiere mit einer atypischen Zahl von großen Chromosomen bei sonst normalem Chromosomenbestand, nicht lebensfähig sind, erschien es als höchst wahrscheinlich, daß nicht nur das eine dritte, sondern auch ein zweites und wohl auch ein viertes Chromosom in diesen Flecken eliminiert worden war, da das in dem so erzielten haploiden Zustand wiederhergestellte „Gleichgewicht" der Chromosomen (diploid : 2 [oder 1] x : 2 : 2 : 2 haploid 1 : 1 : 1 : 1) wohl wieder erhöhte Lebensfähigkeit bedingen würde.

Mutationen, die ähnliche Eigenschaften bedingen wie Minuta-n, sind bei *Drosophila* häufig aufgetreten. Sie sind meist dominant und homozygot letal wirkend und rufen neben anderen weniger auffälligen Kennzeichen, wie erwähnt, kurze, dünne Borsten statt der normalen langen und kräftigen hervor. Man hat solche Minuta-Gene in allen vier Chromosomen, an den verschiedensten Loci[1] gefunden und unterscheidet sie durch den Zusatz eines verschiedenen kleinen Buchstaben neben dem Symbol M voneinander.

Mit der Lokalisation einer neu aufgetretenen autosomalen Minuta-Mutante beschäftigt, fand ich unter den Minuta-Fliegen (die also stets heterozygot für den M-Faktor sind) einige Individuen, bei denen eine oder mehrere Borsten nicht kurz und dünn, sondern normal waren. Es boten sich zunächst drei mögliche Deutungen dieses Fundes: 1. Es konnte sich um einen Fall übergroßer Variabilität bei Minuta-Fliegen handeln, wobei die langen Borsten extreme Plusvarianten darstellen. Dies erscheint jedoch als recht unwahrscheinlich, da die langen Borsten in den Minuta-Individuen vollständig scharf von den benachbarten kurzen Borsten in ihren Dimensionen getrennt waren und man wohl Übergänge hätte erwarten müssen. 2. In den Zellen oder in ihren Vorfahren, aus denen die langen Borsten herausgewachsen waren, konnte eine Rückmutation des Minuta-Gens zu dem normalen Allel erfolgt sein. 3. Das Chromosom, in dem das Minuta-Gen lag — es war das lange dritte — konnte eleminiert worden sein, ähnlich wie das X-Chromosom bei M-n in dem von BRIDGES bearbeiteten Falle. Gegen diese Deutung sprach zunächst die Auffassung, daß Zellen, die eins der langen Autosomen zu wenig besitzen, nicht lebensfähig sind.

Die eingehende Analyse hat dann doch gezeigt, daß die dritte Möglichkeit, wenn auch in wesentlich modifizierter Form, verwirklicht ist. Die Methodik der Untersuchung war die gleiche, wie die bereits

[1] Als Locus eines Gens bezeichnet man die Stelle im Chromosom, an der das Gen liegt. Diese Lage wird durch eine Zahl bezeichnet, die die Entfernung von einem Ende des Chromosoms angibt.

bei den M-n-Fleckengynandern geschilderte. Es wurden Kreuzungen veranstaltet zwischen Minuta-Fliegen und solchen, die mehrere recessive Gene im dritten Chromosom enthielten. Diese Gene waren so gewählt worden, daß sie möglichst über die ganze Länge des Chromosoms verteilt waren und daß die von ihnen bedingten Außeneigenschaften bereits in kleinen Flecken deutlich erkenntlich sind. In der Nachkommenschaft traten dann Individuen auf, die das zu prüfende Minuta-Gen in dem einen dritten Chromosom und in dem anderen die recessiven Faktoren enthielten. Das Minuta-Gen, das die uns beschäftigenden Flecken erzeugte, wurde bei etwa 40,4 im dritten Chromosom lokalisiert und erhielt das Symbol M-y. Unter mehr als 6000 sorgfältig untersuchten M-y-Fliegen wurden 68 Fleckenmosaike gefunden, von denen 67 je einen Fleck, eines zwei Flecke aufwies. Die genetische Konstitution dieser Fliegen war

$$\frac{+\ +\ +\ My\ +\ +\ +\ +\ +}{ru\ h\ th\ +\ st\ p^p\ cu\ sr\ e^s}\ ,$$

wobei über dem Bruchstrich die genetische Konstitution des einen, unter dem Bruchstrich die des anderen dritten Chromosoms angegeben sind[1]. Über die Lage der einzelnen Faktoren unterrichtet die Fig. 2. Die Hauptcharaktere, die diese Faktoren bedingen, sind: M-y = kurze, dünne Borsten, ru = rauhe Augenoberfläche; h = Extrahaare an verschiedenen Körperstellen; th = die normalerweise fiederförmige Borste an der Antenne ist zu einem fadenartigen Gebilde reduziert; st = scharlachrote Augenfarbe; p^p = pfirsichfarbene Augen (eine Fliege, die homozygot in bezug auf st *und* p^p ist, hat deutlich verschiedene orangefarbene Augen); cu = aufwärts gekrümmte Flügel; sr = ein dunkler Längsstreifen auf dem Rücken des Thorax; e^s = rußähnliche Körperfärbung.

Es ist verständlich, daß nicht jeder Flecken auf das Vorhandensein jedes dieser Gene hin geprüft werden konnte. Ein Fleck auf dem Thorax z. B. wird nichts über die Gene aussagen können, die ihre Wirkung nur an den Augen entfalten und nur ein Fleck auf dem Flügel würde über den Faktor cu der Flügelkrümmung Aufschluß geben können. Schließlich ist noch ein entwicklungsphysiologisches Moment zu berücksichtigen. Die Möglichkeit, aus der äußeren Erscheinungsform eines Fleckes seine genetische Konstitution zu erschließen, beruht auf der bei den Insekten so weitgehend unabhängigen Determinierung, also hier auf der Tatsache, daß die Gewebe anderer Konstitution, in die der Fleck eingebettet ist im allgemeinen keinen Einfluß auf die Differenzierung des Fleckes selber haben. Wie die Untersuchungen an Gynandern und Flecken-

[1] Ein +-Zeichen bezeichnet das normale Allel des Gens, das in derselben Vertikalen steht.

gynandern gezeigt haben, gibt es jedoch Ausnahmen hiervon. Die Augenfarbe vermilion (v) und die Augenform Bar (B) sind in ihrer Ausbildung *abhängig* von der Konstitution des umgebenden Gewebes[1]. Eine besondere Stellung nimmt die dunkle Körperfarbe e^s ein. Sie bewirkt nämlich nicht eine gleichmäßige Verdunklung der Körperfarbe, sondern erfüllt ein bestimmtes Zeichnungsmuster mit teils sehr dunklen, teils schwächer dunklen Tönen. In Flecken, in denen e^s vorhanden war (s. w. u.) ließ sich eine wesentliche Schwächung der Verdunkelung feststellen, die zwar die stark gefärbten Teile noch völlig deutlich hervortreten ließ, bei den normalerweise schwachgefärbten dagegen kaum oder gar keine Ausfärbung zuließ. Zu den schwachgefärbten Regionen gehört z. B. die ganze Kopfoberfläche. In diesen Bezirken muß also e^s von der Beurteilung der Fleckenkonstitution ausscheiden. Ob es sich übrigens bei der Gesamtabschwächung der e^s-Färbung in den Flecken um eine Beeinflussung durch das umgebende Gewebe handelt, oder ob die e^s-Reaktion, die, wie gezeigt werden wird, in den Flecken möglicherweise später in der Entwicklung des Tieres als im Normalfalle beginnt, nicht genügend Zeit zur vollen Auswirkung hatte, muß dahingestellt bleiben.

Solche Beobachtungen zwingen zu großer Vorsicht in der Beurteilung. Diese soll sich daher im folgenden nur auf die Gene beziehen, von denen, meist durch verschiedene eigene Beobachtungen, erwiesen ist, daß sie sich auch in kleinen Flecken deutlich aus-

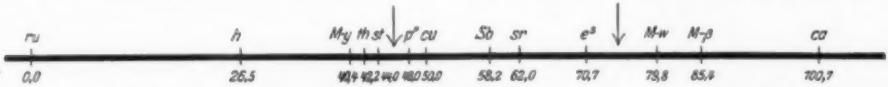


Fig. 2. Karte des dritten Chromosoms von *Drosophila melanogaster*. Nur die im Text erwähnten Gene sind eingetragen. Die Pfeile deuten die Bruchstellen an.

prägen. Das trifft für alle in diesem Bericht erwähnten Faktoren zu, mit Ausnahme von cu, dem Faktor für Flügelkrümmung, bei dem eine Entscheidung bisher nicht getroffen werden konnte.

Die meisten Flecke (die sich stets auf Kopf und Thorax beschränkten und niemals auf dem Abdomen gefunden wurden) waren durch das Erscheinen der normalen Borsten definiert. Ein Teil von ihnen war so klein, daß sich nur eine einzige lange Borste auf ihnen befand, der andere Teil umfaßte eine größere Gruppe von Borsten, die im Maximum die halbe Rückenfläche des Thorax oder fast einen halben Kopf bedeckten. Wenn die Flecken groß genug waren, so wiesen sie außer der Langborstigkeit noch andere Charaktere auf, die sie von den übrigen Teilen der Fliege unterschieden. Es ergab sich, daß einige der in der Fliege ursprünglich in heterozygotem Zustande befindlichen recessiven Erbfaktoren ihre Wirkung entfalteten. Wo das Erkennen möglich war (vgl. das über e^s gesagte) waren der Langborstigkeit auf dem Flecke stets die Eigenschaften der folgenden Gene beigesellt: ru, h, th, st, niemals aber die Charaktere von p^p, sr, und e^s. An zwei Beispielen sei dies erläutert. Fig. 3 zeigt ein Individuum

[1] Hierzu gehört vielleicht auch bobbed (bb) nach unveröffentlichten eigenen Ergebnissen.

bei dem die Borsten auf der linken Hälfte der Thoraxrückseite lang und kräftig sind. Die Augencharaktere ru, st und p^p, sowie der Antennencharakter th scheiden für die Beurteilung dieses Thoraxfleckens aus. Von den übrigbleibenden Merkmalen ist nur h ausgeprägt (die unregelmäßig gestellten Haare auf der rechten Hälfte des Scutellums [dem hintersten, etwa dreieckigen Abschnitte des Thorax] und auf zwei Längsadern des rechten Flügels). Die Faktoren sr und e^s hatten keine Wirkung entfaltet. Ein anderes Beispiel zeigt Fig. 4, ein Kopfmosaik. Auf der rechten oberen Hälfte des Kopfes waren die Borsten normal, wie aus einem Vergleich mit den kurzen M-y-Borsten der linken Seite hervorgeht. Das rechte Auge war ein Mosaik, das aus verschiedenen Teilen zusammengesetzt ist. Der dunkel gehaltene Teil hatte die normale Augenfarbe, die durch die normalen Allele der heterozygot vorhandenen recessiven Augenfarbengene hervorgerufen wird. Es läßt sich hier über den Faktor sr nichts aussagen; auch e^s muß aus dem oben erörterten Grunde ausscheiden. Es verbleiben somit ru, h, th, st, p^p. Von diesen waren die ersten vier deutlich zu erkennen, nämlich die rauhe Augenoberfläche (ru) in dem Teil des rechten Auges, der sich durch seine vom Normaltypus abweichende Färbung als zu dem Fleck gehörig kennzeichnete, zweitens die feinen Härchen (h) zwischen und hinter den Ocellen (in der Mitte der Kopfoberfläche), drittens die fadenförmige Antennenborste (th) rechts und viertens die scharlachrote (st) Augenfarbe in dem in der Zeichnung hell gehaltenen Teil des rechten Auges. Von der Augenfarbe p^p war dagegen nichts zu sehen.

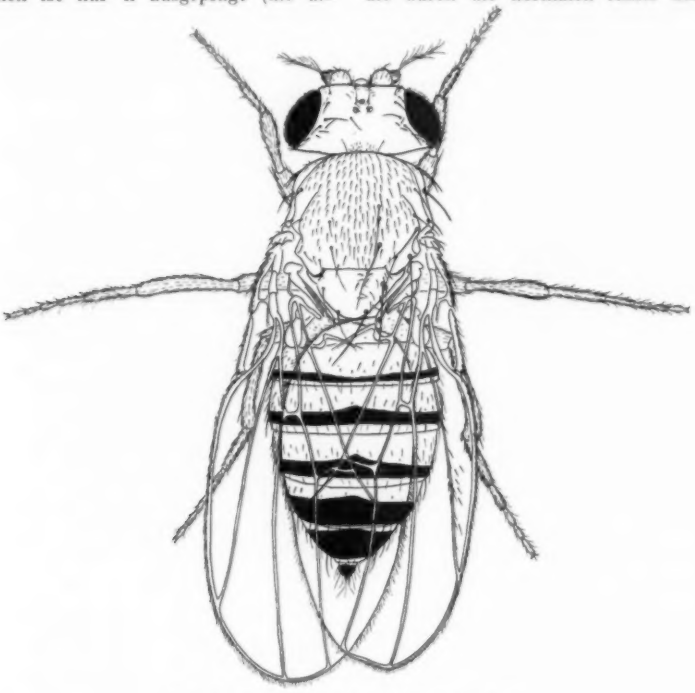


Fig. 3. Thoraxmosaik. Näheres im Text.

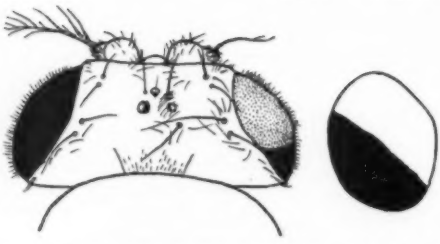


Fig. 4. Kopfmosaik. Rechts das Mosaikauge in Seitenansicht. Näheres im Text.

Die Erscheinung, daß recessive Gene in einem Individuum, in dem sie eigentlich nur in heterozygoter Kombination vorhanden sein müßten, dennoch ihre Wirkung entfalten, wird als Faktorenausfall („deficiency") bezeichnet, da sich die

dominanten Gene hier so verhalten, als ob sie überhaupt nicht vorhanden, also ausgefallen wären. Während aber der auffälligste bisher bekannte Fall von Faktorenausfall sich nur auf Gene erstreckt, die nicht ganz vier Einheiten voneinander entfernt liegen (MOHR), haben wir es hier mit einem Fall von Faktorenausfall zu tun, in dem eine Strecke von über 44 Einheiten (ru 0,0 — st 44,0) fehlt oder inaktiviert ist. Da BRIDGES bei Tieren, die nur ein einziges viertes Chromosom besitzen, völlig analoge Erscheinungen in bezug auf die recessiven Faktoren dieses Chromosoms festgestellt hat, hält MOHR für seinen Fall die Annahme für berechtigt, daß der Teil des Chromosoms, welcher die normalen, ihre Wirkung nicht entfaltenden Gene enthält, ausgefallen ist. Diese Erklärung scheint mir in unserem Fall wegen der bedeutend größeren Länge der inaktivierten Region noch größere Berechtigung zu haben. Sie stimmt hier sowohl zu der Tatsache, daß die normalen Allele der recessiven Gene ihre Wirkung nicht entfalten, wie auch zur Inaktivierung des M-y-Gens.

Wenn man auch die Möglichkeit einer bloßen Inaktivierung der Gene im Auge behalten muß, so sei sie hier im folgenden nicht weiter berücksichtigt. Eine Inaktivierung von Genen ist ein völlig hypothetischer Vorgang, dem keine begründeten Vorstellungen zugrunde gelegt werden können; für einen tatsächlichen Verlust von Stücken eines Chromosoms gibt es jedoch direkt beobachtete Beispiele (vgl. den Schlußabsatz dieser Arbeit).

Es ist also in den Zellen der Flecke ein Stück desjenigen dritten Chromosoms, im dem das M-y-Gen liegt, eliminiert worden, das von 0,0 bis über 44,0 hinaus reicht. Daß das dritte Chromosom nicht als *Ganzes* entfernt worden ist, wird bewiesen durch das Nichterscheinen der Charaktere p^p, sr, e^s in den Flecken: der Teil des dritten Chromosoms, in dem die normalen Allele dieser Faktoren liegen, ist also in den Zellen vorhanden. Die Bruchstelle des Chromosoms liegt also zwischen dem äußersten „linken"[1] Faktor, der in dem Flecken sich kenntlich macht und dem äußersten „rechten", der heterozygot bleibt, also zwischen st (44,0) und p^p (48,0). Genau dort liegt nach ANDERSONS Annahme (1927) auch die Stelle, an der die „Spindelfaser" ansetzt. In den Flecken ist also der links von der Stelle der Spindelfaseranheftung befindliche Arm des dritten Chromosoms eliminiert worden.

Diese Befunde finden eine wesentliche Ergänzung durch eine andere Art von Flecken, die durch ein im *rechten* Arm des dritten Chromosoms gelegenes Minuta-Gen, M-w (Locus 79,8[2] erzeugt worden. In dem Hauptversuche wurden Fliegen „hergestellt", die in dem einen Chromosom außer M-w noch einen dominanten Faktor (Sb; Lokus 58,2) besaßen, der stoppelförmige Borsten im Gegensatz zu den normalen, zugespitzten hervorruft, während in dem Partnerchromosom die recessiven Faktoren ru, h, th, st, cu, sr, e^s, ca, vorhanden waren (ca erzeugt eine rosa Augenfarbe; Lokus 100,7). Unter fast 3000 Fliegen wurden 82 Fleckenmosaike gefunden. Zweierlei Arten von Flecken wurden hier erzeugt. Die erste Sorte findet ihre vollständige Erklärung durch die Annahme, daß hier der *„rechte"* Arm des dritten Chromosoms, also wieder der Arm, in dem das Minuta-Gen selbst liegt, eliminiert worden ist. Auch dafür seien zwei Beispiele genannt: In Fig. 5 ist ein Thorax abgebildet, bei dem die meisten Borsten der linken Thoraxoberfläche nicht die Eigenschaft Minuta-w zeigen. Sie sind außerdem

Fig. 5. Thoraxmosaik. Mikrophot. 40×. Näheres im Text.

auch nicht stoppelförmig. Dagegen ist das Vorhandensein der recessiven Gene e^s und sr an der Färbung und dem dunklen Medianstreifen in dem Fleck deutlich zu erkennen. Da andererseits der Faktor h, der die Extrahaare unter anderem auf dem Scutellum hervorruft, verborgen bleibt, so kann man feststellen, daß wieder nicht das ganze dritte Chromosom, sondern nur ein Teil, nämlich der, welcher die Gene S-b und M-w, und die normale Allele von e^s und sr enthält, eliminiert worden ist. Die Bestimmung des Ortes der Bruchstelle ist hier weniger genau, sie liegt zwischen h (26,5) und Sb (58,2), schließt aber ebenfalls die Anheftungsstelle der „Spindelfaser" ein. An einem zweiten Beispiel läßt sich die Berechtigung dieser Auffassung, daß der ganze rechte Arm des dritten Chromosoms eliminiert wurde, weiter demonstrieren. Es handelt sich um Flecken, die Teile des Kopfes einschließlich der Augen einnahmen. Hier zeigte es sich, daß erstens der ganz am rechten Ende des Chromosoms gelegene Farbfaktor ca seine Wirkung entfaltete, also auch das Ende des Chromosoms mit dem normalen Allel von ca eleminiert worden war und zweitens, daß keiner der Faktoren ru, h, th und st ihre Anwesenheit erkennen ließen,

[1] Als „linkes" Ende wird das Ende mit dem Nullpunkt des Chromosoms bezeichnet.

[2] Lokalisation nach unveröffentlichten Daten von Dr. J. SCHULTZ, New York.

Faktoren, die ja alle im „linken" Arm liegen und in den früher besprochenen Flecken hervortraten. Damit ist auch die Bruchstelle als rechts von st gelegen bestimmt und ihre äußerste Begrenzung auf die Strecke st (44,5) bis Sb (58,2) fixiert worden.

Es gibt jedoch noch eine zweite Art von Flecken, die durch M-w erzeugt werden. Da bei ihnen nur der Verlust des Minuta-Faktors und das Auftreten von ca festzustellen ist, nicht aber der Verlust von Sb und das Auftreten von sr und e^s, so kann hier der Bruch nicht an der Stelle der „Spindelfaser"anheftung erfolgt sein, sondern er muß zwischen e^s (70,7) und Mw (79,8) vor sich gegangen sein. Hier ist also nur das am weitesten rechts gelegene Viertel des Chromosoms eliminiert worden.

Versuche mit M-β (Lokus im dritten Chromosom bei 85,4) haben ähnliche Ergebnisse wie die mit M-w gezeitigt. Andere Faktoren in anderen Chromosomen werden noch geprüft.

Die Flecken traten in den beschriebenen Untersuchungen sowohl dann auf, wenn das Minutaführende Chromosom durch das Ei, als wenn es durch das Sperma übertragen worden war. Hier ließ sich also die oben bei der Besprechung von M-n (BRIDGES) erhobene Frage, ob die Elimination direkt durch das Gen oder durch die Vermittlung des Eiplasmas erfolgt, zugunsten der ersten Alternative entscheiden.

Die Versuche zeigen, daß die Zellen, denen eine Hälfte des dritten Chromosoms fehlt, wohl lebensfähig sind. Da in dem obenbesprochenen vermeintlich haploiden Fleck, den BRIDGES erhielt, nur *ein* Faktor im dritten Chromosom vorhanden und kenntlich war, muß der Schluß aus der Manifestation dieses Faktors auf die Haploidie der den Fleck konstituierenden Zellen als nicht zwingend bezeichnet werden, da erstens nur ein Teil des dritten Chromosoms eliminiert sein könnte, wie in unseren Fleckenmosaiken und zweitens selbst im Falle der Elimination eines ganzen Chromosoms das Faktorengleichgewicht vielleicht doch nicht so sehr verschoben ist, um eine Zelle lebensunfähig zu machen. Denn wenn auch die Existenz von ganzen Tieren mit einer fehlenden Chromosomenhälfte fast sicher nicht möglich ist, so zeigen doch die Fleckenmosaike, daß kleinere Zellbezirke sehr wohl lebensfähig sind und entsprechendes dürfte für den Fall einer Elimination eines ganzen Chromosomens Geltung haben.

Der Zeitpunkt der Elimination der Chromosomenteile ist wie bei der durch M-n erfolgten Elimination des X-Chromosoms (BRIDGES) spät in der larvalen Entwicklung nach der teilweisen Fertigstellung der Embryonalscheiben zu suchen, wie sich aus der geringen Größe der Flecken und der Tatsache ergibt, daß sie gewöhnlich nur Teile eines Organes, das aus einer einzigen Imaginalscheibe entsteht, umfassen. Daher ist auch der cytologische Beweis für die gegebene Erklärung der Elimination von Chromosomenteilen nicht zu erbringen, da man nicht damit rechnen kann, daß in den somatischen Zellen des erwachsenen Tieres (es kommen fast nur hypodermale Zellen in den Flecken in Betracht) noch Zellteilungen stattfinden.

Die Erklärung der Mosaikbildung durch Ausfall von *Teilen* eines Chromosomes fußt auf der Annahme der Realität der linearen Anordnung der Gene in den Chromosomen. Daß die Theorie der linearen Anordnung diese komplizierten Erscheinungen in so ungezwungener Weise zu erklären vermag, scheint mir eine neue starke Stütze für diese Theorie zu sein. Insbesondere spricht hierfür auch, daß die aus genetischen Untersuchungen über Faktorenkoppelung erschlossene Lokalisation der „Spindelfaser" zwischen *st* und p^p zusammenfällt mit der Stelle, an der in den meisten Fällen der Bruch der Chromosoms erfolgt. Das cytologische Bild des dritten Chromosoms weist gerade hier eine starke Einschnürung auf, an der man sich einen Bruch als sehr leicht möglich vorstellen kann[1]. Auch die zuletzt beschriebene Bruchstelle, etwa in der Mitte des rechten Armes, findet vielleicht ihr cytologisches Korrelat in einer der von BRIDGES (1927) beschriebenen sekundären Chromosomeneinschnürungen.

Zusammenfassung: Bestimmte Mosaikbildungen bei der Taufliege lassen sich dadurch erklären, daß Teile des 3. Chromosoms in einigen Zellen eliminiert worden sind.

Literatur:

C. B. BRIDGES, Elimination of chromosomes due to a mutant (Minute-n) in Drosophila melanogaster. Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) **11**, 701 bis 706. 1926a.

C. B. BRIDGES, Haploidy in Drosophila melanogaster. Proc. of the nat. acad. of sciences (U. S. A.) **11**, 706 bis 710. 1926b.

C. B. BRIDGES, The relation of the age of the female to crossing over in the third chromosome of Drosophila melanogaster. Journ. gen. phys. **8**. 689—700. 1927a.

C. B. BRIDGES, Constrictions in the chromosomes of Drosophila melanogaster. Biol. Zentralbl. (im Druck) 1927b.

O. L. MOHR, A genetic and cytological analysis of a section deficiency involving four units of the X-chromosome in Drosophila melanogaster. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **32**, 108—232. 1923.

T. H. MORGAN und C. B. BRIDGES, The origin of gynandromorphs. Carnegie Inst. Wash. Publ. **278**, S. 1—122. 1919.

N. E. PEARSON, A study of gynandromorphic Katydids. Americ. naturalist **61**, 283—285. 1927.

[1] Fragmentation von Chromosomen an dünnen Stellen ist von BĚLAŘ im Leben beobachtet worden (vgl. die gleichzeitig in dieser Zeitschrift erscheinende Arbeit).

Besprechungen.

SCHULZE, P., **Biologie der Tiere Deutschlands.** Lief. 17—19. Berlin: Gebr. Borntraeger 1926. 13 × 21 cm. Preis: Lief. 17 RM 3.—, Lief. 18 RM 3.—, Lief. 19 RM 3.60.

Die 17. Lieferung enthält zunächst die *Nemertinen*, die E. REISINGER in der für die „Biologie" üblichen Weise bearbeitet hat. Von dieser interessanten Gruppe niederer Würmer kommt für Deutschland eine einzige Art in Betracht: Prostoma graecense, die in sauerstoffreichen, vor Durchfrieren geschützten Gewässern lebt. Landnemertinen, die ab und zu in Gewächshäusern angetroffen werden, sind durch tropische Pflanzen eingeschleppt.

Von den *Schizopoden* und *Decapoden*, die ebenfalls in dieser 17. Lieferung Platz finden, kommen gleichfalls für Deutschland nur je 1 Vertreter vor. *Mysis relicta*, der Repräsentant der Schizopoden, wird von P. SCHULZE ausführlich besprochen. Besonderes Interesse verdient in der Biologie dieses kleinen Krebses die Frage seiner Verbreitung. Als sicher darf angenommen werden, daß er sich von einer marinen Form ableitet, Mysis oculata, von der er sich in der Jugend wenig, im Alter beträchtlicher unterscheidet. Wahrscheinlich handelt es sich dabei gar nicht um die Herausbildung besonderer Rassen, sondern nur um phänotypische Erscheinungen, veranlaßt durch die Herabsetzung des Salzgehaltes der Stauseen, in denen Mysis durch das zurückweichende Eis der letzten Glacialzeit zurückblieb. Es müssen jedoch immer bestimmte Bedingungen realisiert sein, wenn Mysis im Süßwasser dauernd erhalten bleiben soll: Der Sauerstoffgehalt darf in den Tiefen auch zur warmen Jahreszeit nicht zu sehr schwinden. So ist es erklärlich, daß Mysis relicta nur in ganz bestimmten Gebieten Deutschlands vorkommt. Neben diesen interessanten Verbreitungsverhältnissen, die Verf. genauer behandelt, treten die übrigen biologischen Erscheinungen etwas zurück; natürlich werden auch sie gebührend beleuchtet, nicht zuletzt die physiologische Seite.

Die Bearbeitung der *Decapoden*krebse hat O. PESTA übernommen. Er legt neben den morphologischen, physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen besonderes Gewicht auf die Unterarten und die geographische Verbreitung des einzigen einheimischen Vertreters unserer höheren Krebse. Da der Krebsbestand durch die in Deutschland in den achtziger Jahren eintretende Krebspest, die innerhalb weniger Tage Tausende von Tieren dahinraffen kann, außerordentlich geschädigt wurde, ist mancherorts der eingeführte amerikanische Cambarus affinis, der gegen die Pest immun, angesiedelt. Neben dieser absichtlichen Faunenverfälschung gibt es noch eine unabsichtliche zu erwähnen: das Auftreten von einer chinesischen Krabbe (Eriocheir sinensis), die wohl durch Schiffe in Weser und Elbe eingeschleppt ist.

A. KÄSTNER, der in der 18. Lieferung über die *Opilioniden* referiert, gibt zunächst eine systematische Übersicht über diese eigenartigen Spinnentiere und behandelt die in Deutschland vorkommenden Familien der Troguliden, Nemastomatiden, Ischyropsaliden und Phalangiden genauer. Die Beschreibung der biologischen Verhältnisse schließt sich an, wobei besonders die schöne genaue Darstellung der Häutungsprozesse hervorzuheben ist, die bei den langbeinigen „Kankern" ziemlich mühselig ist.

H. SPANDL beginnt die Beschreibung der *Copepoden* mit einer allgemeinen Charakteristik der Ruderfußkrebse, die er in die biologischen Gruppen der Schweber, Schwimmer, Schlängler und Parasiten einteilt. All diese Gruppen werden in ihren Bewegungsarten, sowie ihrem Vorkommen genauer behandelt.

Eingehende Besprechung ist dann noch den Fortpflanzungs- und Entwicklungserscheinungen gewidmet; kennt man doch gerade bei Cyclops den ganzen Lebenscyclus von Ei bis zu Tode sehr genau.

Die Färbung und ihre Abhängigkeit von den Lebensbedingungen, die Nahrungsaufnahme sowie die örtlichen und zeitlichen Verbreitungsbezirke nehmen die folgenden Abschnitte ein; ein Hinweis auf die Feinde der Copepoden sowie ihre Bedeutung für den Naturhaushalt machen dann den Beschluß.

Als Anhang an die Copepoden behandelt SPANDL noch die Branchiuren oder Kiemenschwänze mit ihrer einzigen Familie der Arguliden.

W. GOETSCH, München.

KÜHN, A., **Morphologie der Tiere in Bildern.** II. Heft: Rhizopoden. Berlin: Gebr. Borntraeger 1926. S. 107 bis 272, 206 Abbild. 17 × 26 cm. Preis geh. RM 18.—.

Wer jemals auch nur den Versuch gemacht hat, die Formenfülle der Foraminiferen und Radiolarien etwas näher kennenzulernen, der weiß, wie mühsam und zeitraubend dieses Unternehmen ist; die Darstellungen, die sich in Lehr- und Handbüchern finden, sind in der Regel zu knapp, zu sparsam illustriert und oft auch in anderer Hinsicht unzulänglich, und die Spezialliteratur ist so ausgedehnt, daß das in ihr niedergelegte Material mühsam erarbeitet sein will. KÜHNS Rhizopodenheft enthebt jeden, der sich — ohne die Absicht eingehender Beschäftigung — über die Morphologie dieser Lebewesen orientieren will, dieser Mühe. Das Abbildungsmaterial ist reichhaltig genug, sorgfältig ausgewählt und ausreichend, wenn auch knapp, erläutert. Besondere Erwähnung verdienen die zahlreichen neuen Schemata und halbschematischen Figuren, die die Architektur der Foraminiferen und Radiolarienskelette, deren rein topographisches „Verstehen" schon keine so einfache Sache ist — dem Leser, man kann fast sagen, mundgerecht machen; Abbildungen, die zu dem Reizvollsten gehören, was an biologischen Bildern in der letzten Zeit mittels Zinkätzung (ein Wort, mit dem man, soweit es sich nicht um reine Schemata oder Tabellen handelt, gewöhnlich die Vorstellung einer relativ primitiven oder gar nachlässigen Vorlage verbindet) reproduziert worden ist.

Außerdem kommt in der Darstellung der Foraminiferen und Radiolarien das vergleichend morphologische Element weit mehr zu seinem Rechte als etwa im ersten Heft dieses Werkes (was ja verständlich ist, da die Flagellaten einer solchen Betrachtungsweise viel weniger Angriffspunkte bieten): indem die einzelnen Entwicklungsreihen, die sich innerhalb der verschiedenen Gruppen unterscheiden lassen, klar herausgearbeitet werden. Auch dadurch wird das Verständnis der komplizierteren Formen wesentlich erleichtert.

Außer den Radiolarien und Foraminiferen werden nur die Amoebinen (eingeteilt in die beiden provisorischen Ordnungen „Gymnamoebaea" und „Thecamoebaea") und Heliozoen behandelt. Bei der Einteilung dieser letzteren Klasse hat KÜHN erfreulicherweise das bisher übliche Klassifikationsprinzip fallen gelassen und (als Provisorium) die beiden (einzigen) Unterordnungen „Actinophrydia" und „Centrohelidia" geschaffen.

Auch von diesen beiden Abschnitten gilt dasselbe, was vorhin von der Darstellung der Foraminiferen und

Radiolarien gesagt wurde, und man kann nur bedauern, daß die Myxomyceten keine Aufnahme gefunden haben.
KARL BĚLAŘ, Berlin-Dahlem.

NÜSSLIN, OTTO, **Forstinsektenkunde.** Herausgegeben von L. RHUMBLER. Vierte, neubearbeitete und vermehrte Auflage. Berlin: Paul Parey 1927. XVI, 625 S., 482 Textabbildungen und 8 Bildnisse hervorragender Forstentomologen. 15×23 cm. Preis geb. RM 24.—.

Nach einem verhältnismäßig kurzen Zeitraum folgte eine 4. Auflage der vorhergehenden. Ein Beweis unter anderem dafür, wie stark die Nachfrage nach forstentomologischen Nachschlagewerken zur Zeit ist. Es ist aber auch ein Beweis dafür, daß RHUMBLER bei der Neubearbeitung der NÜSSLINschen Forstinsektenkunde den richtigen Weg eingeschlagen hat. Über 550 Neueintragungen, unter entsprechender Textvermehrung, geben Zeugnis dafür, daß die letzte Auflage auf den neuesten Stand der Forschungen gebracht wurde. Auch die Abbildungen sind beträchtlich vermehrt worden. Gegenüber der früheren Auflage ist ein Pflanzenverzeichnis beigefügt worden, in dem, alphabetisch geordnet, die hauptsächlichsten forstlichen Kulturpflanzen sich finden, mit einem entsprechenden Verzeichnis der auf ihnen vorkommenden Schädlinge. Es bedarf nur dieses kurzen Hinweises der Neuauflage, da das Buch in Fachkreisen zu gut bekannt ist, handelt es sich doch um eines unserer unentbehrlichsten, forstentomologischen Nachschlagewerke.
ALBRECHT HASE, Berlin-Dahlem.

HERZOG, TH., **Anatomie der Lebermoose.** Handbuch der Pflanzenanatomie, herausgegeben von K. LINSBAUER. II. Abteilung, 2. Teil: Bryophyten. Band VII/1, Lieferung 12. Berlin: Gebr. Borntraeger 1925. IV, 112 S., 93 Textfig. 17 × 26 cm. Einzelpreis RM 11.60.

Die Lebermoose gehören in jeder Beziehung, besonders auch in morphologischer, anatomischer und phylogenetischer Richtung, zu den problemreichsten, demnach schwierigsten, zugleich aber interessantesten Gruppen des Pflanzenreiches. Eine Reihe von Forschern, mit HOFMEISTER und LEITGEB als Bahnbrecher, haben sich ihrer Aufhellung gewidmet, die in den letzten Jahrzehnten bedeutende Fortschritte gemacht hat. Dem längst empfundenen Bedürfnis nach einer ausführlichen und zusammenfassenden Darstellung der anatomischen Verhältnisse der Lebermoose kommt HERZOGS Arbeit in angenehm überraschender Weise entgegen.

Der Stoff wird in drei Abschnitten behandelt. Der erste schildert die allgemeinen Aufbauverhältnisse der Lebermoose. Alle zellen- und gewebebildenden Elemente, einschließlich der Sondererscheinungen, wie der Schleimzellen, Ölkörperzellen, Idioblasten, Ring- und Schließzellen der Atemöffnungen, haarähnlichen Bildungen, Ozellen, Rhizoiden, Brutkörper, schließlich der Geschlechtsorgane und der Calyptra, werden generell und auch an typischen, durch zahlreiche Abbildungen erläuterten Einzelfällen beschrieben. Der folgende Abschnitt behandelt die verschiedenen Typen des Gametophyten, die durch den Thallus der Gruppen Aneura-Pellia, Metzgeria, Symphyogyne, Marchantia und Riccia und durch den Kormus der beblätterten Lebermoose repräsentiert werden. Der letzte Abschnitt ist den Teilen und dem Bau des Sporophyten gewidmet. Literaturverzeichnis und Register machen den Beschluß

Die Einheit von Text und Bild, jener von klarster Ausdrucksweise, dieses gut ausgewählt und von trefflicher Anschauungskraft, macht sich, nebst der Beherrschung des Stoffes, auf jeder Seite geltend. Der Bau des Thallus vom Marchantia-Typus, die Technik der Elateren und manches andere Kapitel fesseln besonders. Dem Benutzer des Buches entrollt sich eine erstaunliche Mannigfaltigkeit von Formen und Beziehungen einer in sich völlig geschlossenen Gruppe von Pflanzen, und es gibt wohl in keinem anderen Bereich des Gewächsreiches eine Gruppe, die die Lebermoose hierin übertrifft. Wie der Verfasser in seiner Einleitung sagt: „Hier schwelgt der Organograph in den erlesensten Genüssen." Sein Verdienst ist es, die hepatikologische Literatur durch einen zuverlässigen und übersichtlichen Wegweiser bereichert zu haben.
L. LOESKE, Berlin-Wilmersdorf.

Die Pflanzenareale. Sammlung kartographischer Darstellungen von Verbreitungsbezirken der lebenden und fossilen Pflanzenfamilien, -gattungen und -arten. Unter Mitwirkung von L. DIELS und G. SAMUELSSON herausgegeben von E. HANNIG und H. WINKLER. 1. Reihe, Heft 1 und 2. Jena: Gustav Fischer 1926. Preis pro Heft RM 7.50.

Durch diese neue, großzügig angelegte Sammlung wird dem Botaniker Material für das Studium der Verbreitungsgrenzen an die Hand gegeben. Die Sammlung soll im Laufe der Zeit zu einem Archiv ausgebaut werden, aus dem die Areale der Pflanzensippen bis zur Art herunter hervorgehen. Dadurch wird dem Pflanzengeographen seine Arbeit wesentlich erleichtert, gehörten doch bisher umfangreiche Literatur- und Herbarstudien dazu, um das Verbreitungsgebiet einer Pflanze festzustellen. Sämtliche Karten sind von hervorragenden Spezialisten der betreffenden Sippen zusammengestellt. Die kartographische Darstellung wird durch einen kurzen, erläuternden Text mit den wichtigsten Literaturhinweisen unterstützt. Für die Pflanzengeographie Deutschlands kommen aus den vorliegenden beiden ersten Heften Karten zur Verbreitung von *Saxifraga*, *Soldanella*, *Acer*, *Genista anglica*, *Abies* und *Fagus* in Frage. Auf der Verbreitungskarte von *Fagus silvatica* scheint das buchenarme Gebiet, das Norddeutschland durchzieht, zu schmal gezeichnet zu sein.
KURT HUECK, Berlin.

ENGLER, A., **Das Pflanzenreich.** (Regni vegetabilis conspectus), herausgegeben im Auftrage der Preußischen Akademie der Wissenschaften von A. ENGLER. Heft 89: Cruciferae-Draba et Erophila von O. E. SCHULZ. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1927. 396 S. und 428 Einzelbilder in 35 Fig. 18×26 cm. Preis RM 49.50.

Von den beiden Gattungen der Cruciferen, deren Monographie den Inhalt des vorliegenden Heftes bildet, erfreut sich *Erophila* mit der Typspezies *E. verna* — bekannter im allgemeinen als *Draba verna*, doch hat Verf. sich veranlaßt gesehen, *Erophila* als eigene Gattung wiederherzustellen — schon von jeher einer gewissen Berühmtheit als diejenige Pflanze, an der einst der Lyoner Botaniker ALEXIS JORDAN seine viel genannten, aber auch viel umstrittenen Untersuchungen über die Kleinarten angestellt hat. Der Weg, den der Verf. eingeschlagen hat, um sich mit diesem Formenschwarm auseinanderzusetzen, besteht darin, daß zunächst eine beschränkte Zahl von „Hauptarten", die dem Verf. „gute" Arten zu sein scheinen, umgrenzt und diesen die übrigen Formen, seien sie nun durch Mutation, Bastardierung oder durch klimatische Einflüsse entstanden, als Varietäten zugeordnet werden. Es ist wohl nach Lage der Sache, zumal in einer Arbeit, die sich zum überwiegenden Teile auf getrocknetes Material zu stützen gezwungen ist, dieser Weg der einzige, der in deskriptiv-systematischer Hinsicht zu einem wenigstens einigermaßen befriedigenden Erfolge zu führen

vermag; immerhin gewinnt man auf diese Weise nur schwer eine zureichende Übersicht über das Ganze, da der Bestimmungsschlüssel nicht über die Hauptarbeiten hinausgeführt worden ist. Ein interessantes Ergebnis der Studien des Verf. besteht übrigens in der Feststellung, daß die JORDANschen und ROSENschen Kleinarten nicht rein lokale Erscheinungen darstellen, sondern an mehr oder weniger weit voneinander entfernten Punkten im Gebiete ihrer Hauptarten gefunden werden. Auch innerhalb der sehr viel artenreicheren Gattung *Draba* — Verf. zählt 258 Arten, die sich auf 17 Sektionen verteilen — gibt es manche ähnlich schwierigen Formenkomplexe mit gleitenden Formenreihen und vielfach schwankenden Merkmalen und starker Neigung zur Variabilität, bei denen nach Ansicht des Verf. wohl auch Mutation eine bedeutende Rolle spielt. Viel Interessantes bietet die Gattung in pflanzengeographischer Hinsicht und in dem standörtlich-biologischen Verhalten ihrer Arten, die teils in weiten Ebenen und auf niedrigen Hügeln wachsend und einjährig sind und als Steppenpflanzen weite Areale bewohnen, anderenteils aber die Hochgebirge und die polaren Gegenden bewohnen und oft nur ein sehr wenig ausgedehntes, bisweilen sogar auf einzelne Bergkuppen beschränktes Areal besitzen. Der Schwerpunkt der Entwicklung der Gattung liegt in den nördlichen extratropischen Gebieten, doch haben die den amerikanischen Kontinent durchziehenden Gebirgsketten eine Wanderstraße gebildet, von der nicht nur die große Mannigfaltigkeit der in diesen Gebirgen vorkommenden Arten, sondern auch die Tatsache Zeugnis ablegt, daß in Patagonien, dem Feuerland und auf den Falklandsinseln noch Vertreter vorkommen, die borealen Typen äußerst ähnlich und vielfach auch für die gleichen Arten gehalten worden sind, was indessen, wie Verf. zeigt, nicht zutrifft. Vielfach sind in verschiedenen Gebirgen einander ähnliche, vikarierende Arten aus gemeinsamer Grundform entstanden, daneben gibt es auch einander nahestehende Arten, die in demselben Areal auftreten; immerhin fehlt es auch nicht ganz an isolierten Formenkreisen, die zu anderen nur geringe Beziehungen aufweisen und als auch geographisch isolierte Reste verschwundener Entwicklungsreihen angesehen werden müssen. Als ein interessantes systematisches Ergebnis sei übrigens noch erwähnt, daß zur Unterscheidung der Sektionen und Arten die vegetativen Merkmale sich oft als besser brauchbar erwiesen als die in den generativen Organen sich darbietenden. W. WANGERIN, Danzig-Langfuhr.

WAKSMAN, SELMAN A., **Principles of Soil Microbiology.** Baltimore: Williams & Wilkens Comp. 1927. XXVIII, 897 S., 77 Abbild. und 19 Tafeln. 15 × 23 cm. Preis 10 $.

In diesem Werk gibt WAKSMAN das erste wirkliche Kompendium der Bodenbiologie, einer Wissenschaft, die, obgleich von höchster Wichtigkeit, in Deutschland noch so gut wie gar nicht gepflegt wird. Es ist ein Handbuch und ein Lehrbuch zugleich — ein Handbuch, in dem der Forscher wenigstens die wichtigsten Ergebnisse und Literaturangaben auch der allerneuesten Zeit aus allen Gebieten der Bodenbiologie finden wird, sei es, daß er sich mit Bodenbakterien, Pilzen, Protozoen oder anderen Organismen beschäftigen, sei es, daß er mehr theoretisch die chemischen oder energetischen Prozesse im Boden bearbeiten will; ein Lehrbuch für jeden Studierenden der Naturwissenschaften oder der Landwirtschaft, dem es Ernst ist um die Vertiefung und Erweiterung seiner biologischen Kenntnisse und der weitblickend genug ist zur Erkenntnis, daß auch bei uns die Zeit nicht mehr fern ist, da zunächst der Boden-*bakteriologie*, dann aber auch der gesamten Boden-*biologie* endlich der Platz eingeräumt werden wird, den sie verdienen und in Amerika auch schon lange einnehmen.

Der Inhalt gliedert sich in 4 Teile, in denen die 32 Kapitel untergebracht sind: Es wird zunächst das allgemeine Vorkommen von Mikroorganismen im Boden besprochen, dann die Isolierung, Bestimmung und Kultur der Bodenorganismen, wobei hervorgehoben werden muß, daß hier die empfehlenswertesten und erprobten Methoden und Nährböden für die Kultur der Bakterien, Protozoen, Aktinomyceten, Pilze und Algen in ausgezeichneten Rezepten angegeben sind. Dieser ganze zweite Teil des Buches ist eine äußerst wertvolle „Naturgeschichte des Bodens" und gibt dem Leser Einblick in die Lebenstätigkeit all jener Organismen, die den Erdboden bevölkern. Daß die Bakterien hierbei den breitesten Raum einnehmen, ist verständlich; denn sie sind nicht nur am besten erforscht, sondern haben, mindestens in normalen Böden, auch offenbar den bei weitem größten Anteil an allen im Boden stattfindenden Prozessen. Nur auf sauren Böden nehmen die Bodenpilze in mancher Beziehung ihre Stellen ein, während Aktiomyceten, Protozoen, Algen und der Rest der Organismen — Insekten, Würmer, Spinnentiere usw. — an Bedeutung für die Umsetzungen im Boden gegenüber den Spaltpilzen weit zurückbleiben.

Sind die 15 Kapitel dieser ersten beiden Teile der Biologie der Bodenorganismen gewidmet, so folgt nun eine Betrachtung ihrer Lebenstätigkeit vom energetischen und vom chemischen Gesichtspunkt aus. Es werden behandelt: ganz allgemein die Energieumwandlung beim Stoffwechsel der Bodenorganismen, der Chemismus der Zersetzung der stickstoffhaltigen sowie der nichtstickstoffhaltigen organischen Substanzen, der Einfluß der verfügbaren Energie auf die Umsetzung stickstoffhaltiger Verbindungen, Oxydations- und Reduktionsvorgänge, Bindung des freien Stickstoffes und Umsetzung des Schwefels durch Mikroorganismen.

Der vierte Teil des Buches wendet sich wieder mehr an die Interessen des Landwirts: er behandelt die Beziehungen der Mikroorganismen zur Bodenfruchtbarkeit. Wie WAKSMAN dem ersten Teil seines Werkes das schöne Wort von PASTEUR vorangesetzt hat: „— — le rôle des infiniment petits m'apparaissait infiniment grand — —", so hat er diesem letzten Teil den Ausspruch von BERTHELOT mitgegeben: „— — la terre végétale est regardée comme un support actif, une chose vivante — —". Insbesondere das erste Kapitel dieses Teiles, „Der Boden als Medium für Wachstum und Tätigkeit der Mikroorganismen" setzt in meisterhafter Weise die Physik und Chemie des Bodens in Beziehung zur Biologie seiner Bewohner. Besonders wertvoll erscheint mir der Hinweis auf die Rolle der „Rhizosphäre", d. h. der den Wurzeln unmittelbar anliegenden Bodenpartikel und ihrer Bewohner. Seit HILTNER 1904 seine Beobachtungen veröffentlichte, die darauf hinwiesen, daß die Wurzeloberfläche mancher (wenn nicht aller) Pflanzen der Sitz einer ganz typischen, von der übrigen Bodenflora abweichenden Bakteriengesellschaft sei, ist dies so interessante Problem zwanzig Jahre lang in Vergessenheit geraten, bis in neuester Zeit erst HANSTEEN CRANNER die Frage der Wurzelausscheidungen und A. ROKITZKAIA die Frage der Cellulosezersetzung in der Rhizosphäre wieder aufgenommen hat.

Es folgen aufschlußreiche Kapitel über die Umsetzung anorganischer und organischer Substanzen im Boden, dann eine ausführliche Anleitung zur mikrobiologischen Bodenanalyse. In einem dem „mikrobiologischen Gleichgewicht" gewidmeten Kapitel be-

spricht WAKSMAN die Probleme der „partiellen Sterilisation", die seit HILTNERS Beobachtungen über die die Fruchtbarkeit erhöhende Wirkung einer Schwefelkohlenstoffbehandlung des Bodens im Mittelpunkt des Interesses der Forschung stehen. Durch die Behandlung mit Schwefelkohlenstoff, Toluol, überhaupt mit desinfizierenden und narkotisierenden Mitteln oder mit Hitze wird ein Teil der Bodenflora außer Tätigkeit gesetzt, d. h. das biologische Gleichgewicht wird stark verschoben. Eine vollständige Sterilisation würde so schwere Eingriffe (Erhitzung auf über 200 Grad, Behandlung mit starken mineralischen Säuren) erfordern, daß dabei der Boden in all seinen chemischen und physikalischen Eigenschaften tiefgehende Veränderungen erleiden würde. Nachdem also durch eine nur teilweise Sterilisation das biologische Gleichgewicht zerstört ist, können sich die mikrobiologischen Prozesse eine Weile auf ganz neuen Bahnen bewegen, bis sich allmählich das Gleichgewicht wieder herstellt. Warum dieser Eingriff sich für die Ernährung der höheren Pflanzen als nützlich erweist, ist noch unbekannt. Die „Protozoentheorie" von RUSSELL und HUTCHINSON, die in der Abtötung der Protozoen die günstige Wirkung sieht, hat neueren Untersuchungen nicht standhalten können; auch die Theorien von SCHREINER, SHOREY und GREIG-SMITH, die annehmen, daß durch Hitze oder Antiseptica giftige Stoffwechselprodukte der Bakterien im Boden zerstört werden, genügen nicht völlig zur Erklärung dieser Erscheinung, obgleich sicherlich sowohl die Anwesenheit von Protozoen als auch die von Toxinen und anderen schädlichen Stoffen die Entwicklung der Bakterien einschränken mögen.

Ausführlich wird der Einfluß äußerer Bedingungen, wie Bodenbearbeitung und Anbau verschiedener Pflanzen, auf das Leben und die Tätigkeit der Bodenorganismen besprochen, ferner „der Boden als Träger schädlicher Organismen" und die so wichtige Bodenimpfung.

Das letzte Kapitel endlich enthält auf wenig Seiten eine gute Übersicht über die Geschichte der Bodenbiologie und zum Schluß eine kurze Zusammenstellung derjenigen Probleme, die gegenwärtig als die wichtigsten erscheinen und dringend eingehender Bearbeitung bedürfen.

Eine ausführliche Aufstellung aller wichtigen Bücher über Systematik, theoretische und angewandte Mikrobiologie, Beziehungen von Boden und Pflanze, allgemeine Biologie, sowie über Chemie, Physik und auch Mathematik, soweit sie für die Biologie in Betracht kommen, machen dieses großangelegte Werk noch wertvoller für jeden, der eine Einführung in die Probleme der jüngsten Wissenschaft, der Bodenbiologie, wünscht.

Die Ausstattung ist mustergültig. Neunzehn gut gelungene Tafeln mit Photos und 77 schematische Textabbildungen tragen wesentlich zum Verständnis des Ganzen bei.

H. VON BRONSART, Hohenheim,
Pflanzenernährungsinstitut.

Vom grünen Dom. Ein deutsches Waldbuch. Herausgegeben von WALTHER SCHOENICHEN. 2. Auflage. München: G. Callwey 1926. 354 S. und 61 Abbild. Preis RM 7.—.

Das Buch vom deutschen Wald nennt sich ein unlängst (1926) erschienenes und nun bereits in der 2. Auflage vorliegendes, mit ausgezeichneten Lichtbildern ausgestattetes Buch, in dem sich die vier Verfasser, Forstmänner und Naturforscher, zusammen getan haben, einem größeren Leserkreis die Schönheit des deutschen Waldes vorzuführen und Liebe für sie zu erwecken oder sie zu steigern. Herausgeber des Buches ist der bekannte Leiter der staatlichen Naturdenkmalpflege in Preußen, Prof. W. SCHOENICHEN, der den Abschnitt über die Waldblumen schrieb. Prof. H. HAUSRATH behandelt die Geschichte des Waldes, Forstmeister O. FEUCHT die Waldbäume und Forstwirtschaft, Prof. MAX WOLFF die Tierwelt des Waldes. Dies geschieht in ebenso lehrreicher wie anregender Weise; es ist ein Vergnügen, sich in dieser angenehmen Art belehren zu lassen. Das rasche Erscheinen der zweiten Auflage nach so kurzer Zeit läßt den Beifall erkennen, den das Werkchen bereits gefunden hat und den es voll verdient. Wenn es voraussichtlich bald eine noch weitere Verbreitung finden wird, so ist ihm diese im Interesse der Sache, zur Erweckung der Liebe zum Walde, zu seiner Erhaltung und Pflege in weiteren Kreisen unseres Volkes auf das wärmste zu wünschen.

E. KORSCHELT, Marburg a. L.

Biologische Mitteilungen.

Einige weitere Arbeiten über die Vegetation der Moore. Zu der bereits in dem vorigen Bericht (vgl. diese Zeitschr. **14**, 927—931. 1926) im Zusammenhang mit der Besprechung der Arbeit von HUECK berührten Frage nach der Gliederung und zweckmäßigen Benennung der Moortypen und ihrer Pflanzengesellschaften liegt zunächst ein Beitrag von F. KOPPE (Die biologischen Moortypen Norddeutschlands, Ber. d. dtsch. botan. Ges. **44**, 584—588. 1926) vor, in dem, unter alleiniger Zugrundelegung des verschiedenen Nährstoffgehaltes als Einteilungsgrund, drei Hauptgruppen unter den Bezeichnungen eu-, meso- und oligotrophe Moore unterschieden werden. Zu der ersten rechnet KOPPE im wesentlichen die bisher zumeist als Flachmoore bezeichneten Bildungen, die durch Verlandung nährstoffreicher Gewässer oder durch Versumpfung entsprechender Böden entstehen; mesotrophe Moore können entweder primär durch Versumpfung schwach nährstoffhaltiger Böden oder sekundär durch Weiterentwicklung aus eutrophen Mooren hervorgehen, außerdem können auch „tote" Hochmoore sich mit einer entsprechenden Vegetation bedecken; die oligotrophen Moore endlich stellen oft das Schlußglied der natürlichen Sukzession der Moorentwicklung dar, doch können sie auch primär durch Versumpfung sehr kalk- und nährstoffarmer Böden bzw. durch Verlandung nährstoffschwacher Gewässer zur Ausbildung gelangen. An sich bedeutet diese Einteilung natürlich nicht etwas grundsätzlich vollkommen Neues; sie stellt vielmehr eine konsequente Durchführung der schon von C. A. WEBER, POTONIÉ u. a. in ihrer Wichtigkeit erkannten Gesichtspunkte dar, die hier nun auch in der Terminologie vollständig zur Geltung gebracht werden. Man könnte in bezug auf sie vielleicht auch die Frage aufwerfen, ob, von so ausschlaggebender Bedeutung auch der Nährstoffgehalt für die Vegetation der Moore ist, eine nur hierauf basierte Klassifikation in jeder Hinsicht den natürlichen Verhältnissen gerecht zu werden vermag, da ja auch noch Bedingungen anderer Art, wie z. B. solche klimatischer Natur, einen starken Einfluß auszuüben vermögen und die Moore wie die meisten natürlichen Pflanzengesellschaften die Resultierende aus dem verwickelten Zusammenwirken zahlreicher Einzelkräfte darstellen.

Einen Fortschritt bedeutet jene Einteilung aber vor allem insofern, als sie bewußt den in so außerordentlich verschiedenem Sinne gebrauchten Terminus „Hochmoor" als Gruppenbezeichnung vermeidet. Denn während die übrigens zeitlich jüngeren Bezeichnungen „Flachmoor" und „Zwischenmoor", die KOPPE ebenfalls ausgeschieden hat, fast stets und eindeutig nur zur Kennzeichnung einer bestimmten Stufe der Moorentwicklung verwendet und nicht auf eine in der Natur vorkommende pflanzenphysiognomische Einheit bezogen worden sind, liegt die Sache bezüglich der Bezeichnung „Hochmoor" gerade umgekehrt; sie bedeutete ursprünglich gerade eine solche in der Natur vorkommende Einheit und ist erst im Laufe der Zeit mehr und mehr und in recht vieldeutiger Weise verallgemeinert worden.

Diese Vieldeutigkeit aufzuzeigen und die verschiedenen sich dabei teils durchkreuzenden, teils in mannigfacher Weise kombinierenden Gesichtspunkte näher zu verfolgen, bildet den Gegenstand einer Studie des Ref. (Über die Anwendung der Bezeichnung „Hochmoor" in der Pflanzengeographie, Botan. Arch. 15, 247—261. 1926), die zu dem Ergebnis führt, daß die notwendige Bereinigung der Terminologie nur dadurch möglich ist, daß jene Bezeichnung als mehr oder weniger weit gefaßter Gruppenbegriff fallen gelassen wird und im Sinne der von CAJANDER vertretenen Auffassung nur *die* Moore als Hochmoore bezeichnet werden, die hinsichtlich ihrer Oberflächengestalt durch die Aufwölbung ihres zentralen Teiles, hinsichtlich des allgemeinen Charakters ihrer Vegetation durch die Baumlosigkeit und das Vorherrschen der Torfmoose und hinsichtlich der speziellen Ausgestaltung der Pflanzendecke durch die Zusammensetzung derselben aus einem Mosaik von verschiedenen Assoziationsflecken gekennzeichnet sind, unter welch letzteren der „Regenerationskomplex", d. h. eine cyclische, von der Schlenke zum Bult führende und durch Bultzerstörung wieder Schlenkenbildung hervorrufende Sukzessionsserie die maßgebende Rolle spielt. Es ist das jener Moortypus, der in Deutschland vor allem im Moor- und Heidegebiet des Nordwestens (hier allerdings durch Entwässerung und Melioration zum größten Teile zerstört) und im nördlichen und mittleren Ostpreußen, sowie im Alpenvorland entwickelt ist.

Das Streben nach einer solchen eindeutigen Festlegung des Hochmoorbegriffes ist nur zu sehr berechtigt und notwendig, weil der bisherige vieldeutige Gebrauch die unvermeidbare Folge hatte, daß Moorbildungen, die nicht nur in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht eine wesentlich verschiedene Stellung einnehmen, sondern teilweise auch formationsbiologisch und hinsichtlich der Zusammensetzung ihrer Pflanzendecke kaum mehr nähere Beziehungen zueinander haben, unter dem gleichen Namen gingen und man infolgedessen, wenn von „Hochmoor" schlechthin die Rede war, oft nicht wußte, was der betreffende Autor eigentlich meinte. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es zu bedauern, daß OSVALD (Die Hochmoortypen Europas, SCHRÖTER-Festschrift 1925, S. 709—723) sich von dieser Vieldeutigkeit nicht frei gemacht hat und infolgedessen eine Kategorie der „eigentlichen" oder „echten" Hochmoore aufstellt, neben der noch eine größere Zahl von weiteren Haupttypen unterschieden wird, von denen zwar einige mit jenem durch Übergänge verbunden erscheinen, andere dagegen sich in mehr als einer Beziehung so weit von ihm entfernen, daß das vorher Gesagte im vollen Umfange zutrifft; besonders gilt dies von dem ausgeprägt atlantischen Typus, der in den Penninen Englands am schönsten entwickelt ist und in der Hauptsache von einer Assoziation des einährigen, scheidigen Wollgrases (*Eriophorum vaginatum*) ohne Bodenschicht (also so gut wie völliges Fehlen der Torfmoose!) beherrscht wird. Auch die sog. Aapamoore, die sich vornehmlich im nördlichen Fennoskandinavien finden — mit ebener, in mehr oder weniger geneigter Lage befindlicher Oberfläche und einem Wechsel von nackten oder an Braunmoosen (*Amblystegium*-Arten) reichen Seggenmooren und von *Sphagnum*-reichen Bulten bzw. Strängen, aber ohne echte Regeneration wie im typischen Hochmoor —, werden wohl richtiger, wie es von CAJANDER geschehen ist, als selbständiger Moorkomplextypus behandelt, während ihre Einreihung unter den Hochmoorbegriff diesen unnötig belastet und seine Abgrenzung verschwommen macht.

Nach RUDOLPH und FIRBAS (Pollenanalytische Untersuchung subalpiner Moore des Riesengebirges, Ber. d. dtsch. botan. Ges. 44, 227—238. 1926) zeigen auch die subalpinen Moore des Riesengebirgskammes deutliche Anklänge an diese Aapamoore, die vor allem in der durch ein System von Strängen bedingten Zerklüftung der Oberflächengestaltung und in der Ausbildung von ausgedehnten „Flarken" (fast nackte, ebene Assoziationen von *Trichophorum austriacum*), sowie in der starken Tendenz zur regressiven Entwicklung hervortreten; wenn OSVALD (a. a. O. 712—713) die Moore der böhmischen Randgebirge dem Typus der „terrainbedeckenden Moore", zu dem die schon erwähnten englischen sowie auch die schottischen Moore gehören, zurechnet, so ist diese Verschiedenheit der Auffassungen vielleicht daraus zu erklären, daß die fraglichen Moore entsprechend der Besonderheit in der Kombination der maßgebenden Klimafaktoren (einerseits niedere Temperatur wie im subarktischen Gebiet, andererseits hohe Niederschlagsmenge wie in atlantischen Gegenden) weder den einen noch den anderen Typus völlig rein zum Ausdruck bringen.

Der Zusammenhang zwischen den klimatischen Verhältnissen und der verschiedenen Ausbildung der Moortypen gelangt bei OSVALD sowohl in der genannten Arbeit als auch in einer weiteren (Zur Vegetation der ozeanischen Hochmoore in Norwegen, Svenska Växtsociolog. Sällskapets Handl. VII. 1925) schön zur Darstellung. Insbesondere ergibt sich dabei, daß der Wechsel von Schlenken und Bulten in engem Abhängigkeitsverhältnis zu der Wirkung des Frostes steht und daß daher in einem ausgeprägt atlantischen Klima, dessen milde Winter die Moore nicht mehr zufrieren lassen, die Schlenken auf ein Minimum reduziert sind. So bedecken sich auf der in der Nähe des Trondhjemer Fjordes gelegenen Insel Smöla die fast ebenen Mooroberflächen zum großen Teile mit einer Gesellschaft von *Calluna* (Heidekraut) und *Sphagnum rubellum*, während in den Stillstandskomplexen nicht mehr Flechtenheiden, wie weiter östlich, sondern von dem Moos *Grimmia hypnoides*, das auf den irischen Mooren in ziemlich ausgedehntem Maße die Sphagnen ersetzt, in der Bodenschicht beherrschte Gesellschaften entwickelt sind. Dagegen zeigen die Moore auf der Insel Andöya, der nördlichsten der Inselgruppe Vestralen an der NW-Küste Norwegens, in der ziemlich schwachen Entwicklung der Schlenken zwar Anklänge an den westlichen Typus, in anderer Hinsicht erweisen sie sich zugleich aber auch als nördlich beeinflußt (Dominieren von Gesellschaften der Krähenbeere *Empetrum nigrum*, *Sphagnum fuscum* als Alleinherrscher in der Bodenschicht der Zwergstrauchmoore wie in den Hochmooren der weniger maritimen Klimatypen), so daß sie eine gewisse Übergangsstellung einnehmen.

Über die Sphagnum-Moore im nördlichen Zentralrußland (Gouv. Moskau, Wladimir und Ivanovo-Voznessensk), also in einem mehr kontinental gefärbten

Klimagebiet, berichtet N. J. KATZ (Journ. of ecology 14, 177—202. 1926). Nach seinen Vegetationsschilderungen, die nach der rein analytischen Seite hin nicht von der weitgetriebenen Schärfe und dem entsprechend engen Assoziationsbegriff der Upsalaer Pflanzensoziologen beherrscht sind, scheint das Bild der Pflanzendecke in ziemlich weitgehendem Maße dem von den Hochmooren Ostpreußens bekannten zu entsprechen, nur daß wohl die torfmoosreichen Zwergstrauchgesellschaften mit niedrigen Kiefern (in diesen neben dem Sumpfporst *Ledum palustre* als maßgebender Bestandteil auch der Zwerglorbeer *Chamaedaphne calyculata*, ein gleichfalls zu den Ericaceen gehöriger Strauch, der auf den ostpreußischen Mooren zu den großen, innerhalb der mitteleuropäischen Flora nur hier auftretenden, an seinen wenigen Standorten meist massenhaft wachsenden Seltenheiten gehört) einen größeren Flächenraum einnehmen. Die von POTONIÉ unter spezieller Bezugnahme auf die ostpreußischen Moore entwickelte Einteilung in Flach-, Zwischen- und Hochmoorbestände, die vom Rande aus nach dem zentralen Teil zu aufeinander folgen, wird auch von KATZ zugrunde gelegt und erweist sich für eine zutreffende Darstellung der entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge als fruchtbar; der zentrale Teil, das eigentliche Hochmoor, ist auch hier als ein Assoziationskomplex von trockeneren Bulten und nassen Schlenken ausgebildet, in welch letzteren ebenso wie bei uns *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*, *Drosera anglica*, *Rhynchospora alba* u. ähnl. m. als Charakterpflanzen erscheinen. Im übrigen enthält die Arbeit noch wertvolle Beiträge zur genaueren Kenntnis der Ökologie der einzelnen Arten sowohl als auch der von ihnen gebildeten Assoziationen, wobei Verf. besonders die Beziehungen zur Höhe des Grundwasserstandes hervorhebt und die Verschiedenartigkeit der Anpassungen an bestimmte Lebensverhältnisse bei verschiedenen Arten klar zur Darstellung bringt. So ist z. B. die Schlammsegge *Carex limosa* an eine optimale Grundwassertiefe von 10—20 cm gebunden, dagegen dem Nährstoffgehalt gegenüber weitgehend unempfindlich, so daß sie sowohl auf Flachmoorwiesen als in Hochmoorschlenken zu wachsen vermag, unter den auf ersteren vorkommenden Moosen sich aber nur mit *Drepanocladus vernicosus* vergesellschaftet; dagegen ist der Fieberklee *Menyanthes trifoliata* durch eine sehr weite Amplitude gegenüber der Wassertiefe ausgezeichnet, so daß er mit verschiedenen Moosen und Seggenarten sich zu vergesellschaften vermag, in Hochmoorschlenken aber fehlt oder höchstens ganz untergeordnet auftritt, weil hier seine Nährstoffbedürfnisse nicht mehr genügend befriedigt werden.

W. WANGERIN.

Unsere Kenntnis der **symbiontischen Einrichtungen bei blutsaugenden Tieren** ist durch neue Untersuchungen meines Schülers, Herrn ZACHARIAS, die die Pupiparen zum Gegenstand haben, wesentlich bereichert worden. Die erwachsenen Schafläuse besitzen an bestimmter Stelle des Mitteldarmes ein hohes, mikroorganismengefülltes Zellpolster, in dessen Bereich die Auflösung der roten Blutkörperchen erstmalig erfolgt. Zwecks Übertragung werden die „Milchdrüsen", deren Sekret die im Mutterleib je in der Einzahl heranwachsende Larve ernährt, infiziert. Mit dem Sekret treten die Symbionten in den jungen Larvendarm, wo sie zunächst einen anderen, ebenfalls spezifisch entwickelten Abschnitt des Mitteldarmepithels, unmittelbar hinter dem Anfangsdarm besiedeln. Wird bei der Metamorphose der larvale Darm durch den imaginalen ersetzt, so bilden diese primären Mycetocyten einen besonderen Zellkomplex im Puppendarmlumen, der in der Folge die Insassen entläßt, welche bis zu ihrer imaginalen Wohnstätte hinaufsteigen und von dieser in eigenartiger Weise Besitz ergreifen. Damit ergaben sich innige Beziehungen zur Symbiose bei den Glossinen, deren Lebensweise sich auch sonst in völlig konvergenter Weise entwickelt hat. Recht ähnlich liegen die Dinge bei anderen Pupiparen (Hirschlaus). Bei der Schwalbenlaus bleibt das imaginale Darmepithel symbiontenfrei, statt dessen entwickelt sich aber, nachdem die Mikroorganismen dieses passiert haben, zwischen Darm und Muskellage ein mächtiges, von langen Fäden erfülltes eigenes Organ. Beziehungen zwischen Rickettsien und den symbiontischen Organismen, wie sie neuerdings von anderer Seite angenommen, erscheinen unwahrscheinlich. In diesem Sinne faßt auch SIKORA, die die Symbionten zuerst gesehen, aber nicht genauer studiert hat, die Sachlage auf. Weitere nur gelegentlich das Darmepithel infizierende und durch die Milchdrüsen vererbte Bakterien komplizieren diese noch mehr.

Herr KLEVENHUSEN studierte erneut die *Blattlaussymbiosen* und kam zu dem Resultat, daß bei vielen Arten neben dem stets vorhandenen Symbiontentyp ein zweiter von offenbar bakterieller Natur vorkommt, seltener noch ein dritter. Der Vergleich ihres Verhaltens läßt Unterschiede im Grade der Anpassung erkennen, die für das Verständnis des Zustandekommens der Symbiosen wertvoll sind. Gleichzeitig werden hier zum erstenmal die Vorgänge beschrieben, die während der Embryonalentwicklung zu einer reinlichen Sonderung der gemeinsam infizierenden Symbiontentypen auf ihre jeweils spezifischen Wohnstätten führen.

Eigene, unveröffentlichte Arbeiten erstrecken sich auf die *Symbiose bei holzfressenden Insekten* und haben den Bereich derselben beträchtlich erweitert. Bei dem ambrosiazüchtenden Hylecoetus wurden erstmalig spezifische Übertragungseinrichtungen aufgedeckt, die Siricidenlarven als Pilzzüchter erkannt, deren Weibchen am Legeapparat 2 hochkomplizierte, pilzgefüllte Spritzen zwecks Neuinfektion des Holzes tragen. Die Verbreitung der bisher von HEITZ mehr nach der mykologischen Seite studierten Bockkäfersymbionten erstreckt sich weit über die Gruppe, in der zum Teil enorm entwickelte Einrichtungen zwecks Beschmierung der Eioberfläche mit den symbiontischen Hefen zur Beobachtung kamen und ihre Funktion kontrolliert werden konnte. Die ganz ähnlich arbeitenden Beschmiereinrichtungen der ebenfalls holzfressenden Anobiinen sind nach Befunden Herrn BREITSPRECHERS von Art zu Art unter Umständen recht verschieden konstruiert und lokalisiert. Weiterhin finde ich, daß alle holzzerstörenden Rüsselkäferlarven (Hylobius, Pissodes, Otiorrhynchus, Cryptorrhynchus), sowie die ganze Gruppe der von Pflanzenteilen lebenden Cleoninen u. a. m. um den Mitteldarm einen Kranz kompakter, bakteriengefüllter Organe tragen, während die Imagines die Gäste in Zellen lokalisieren, die diffus ins Darmepithel eingelassen werden. Auch hier vermitteln zum Teil als Spritzen zu bezeichnende Anhangsorgane am ♀-Abdomen die Übertragung der Symbionten.

Eine Nachprüfung der Angaben PORTIERS über höchst ungezügelte „Symbionten" bei minierenden Schmetterlingen (Nonagria u. a.) durch Frl. SCHWARZ hat ergeben, daß hier grobe Verwechslungen mit überaus häufig vorhandenen Mikrosporidien vorliegen.

Die Symbiosen bei holzfressenden, zum Teil auch bei anderen cellulosereiche Nahrung zu sich nehmenden Insekten sind im Begriff, ein ebenso umfangreiches Gebiet zu werden, wie es die bei blutsaugenden, pflanzensäftesaugenden oder leuchtenden Tieren schon darstellen.

P. BUCHNER.

Herausgeber und verantwortlicher Schriftleiter: Dr.-Ing. e. h. DR. ARNOLD BERLINER, Berlin W 9.
Verlag von Julius Springer in Berlin W 9. — Druck der Spamerschen Buchdruckerei in Leipzig.